SHOUT
SHARE
IT

Stuttgarter [illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Nr. 220–244

Schriftleiter:

Gert Bloos

Stuttgart

1995–1996

ISSN 0341-0153

Die Arbeiten Nr. 220–244 umfassen 566 Druckseiten und enthalten 49 Tafeln, 138 Abbildungen und 89 Tabellen.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung:
Dr. Gert Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Museum am Löwentor),
Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Bestellung und Verkauf (auch von Einzelheften):
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Gesamtherstellung:
Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Inhalt

Nr. 220–244

220 Lucas, S. G. & Wild, R.: A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts. 16 pp., 8 figs., 1 tab.; 1995.

221 Krzeminski, W. & Ansorge, J.: New Upper Jurassic Diptera (Limoniidae, Eoptychopteridae) from the Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany). 7 pp., 10 figs.; 1995.

222 Baroni Urbani, C.: Invasion and extinction in the West Indian ant fauna revised: the example of *Pheidole* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VIII: Myrmicinae, partim). 29 pp., 12 figs.; 1995.

223 Andrade, M. L. de: The ant genus *Aphaenogaster* in Dominican and Mexican amber (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. IX: Pheidolini). 11 pp., 5 figs.; 1995.

224 Forsten, A. & Ziegler, R.: The horses (Mammalia, Equidae) from the early Wuermian of Villa Seckendorff, Stuttgart-Bad Cannstatt, Germany. 22 pp., 1pl., 10 figs., 6 tabs.; 1995.

225 Engeser, Th.: Eine neue Art der Gattung *Pavloviteuthis* Shimansky 1957 (Belemnoidea, Diplobelidae) aus dem Oberkimmeridgium von Süddeutschland. [A new species of the genus *Pavloviteuthis* Shimansy 1957 (Belemnoidea, Diplobelidae) from the Upper Kimmeridgian of southern Germany.] 11 S., 1 Taf., 2 Abb.; 1995.

226 Jäger, M.: Echinodermata aus dem Ober-Toarcium und Aalenium Deutschlands. 1. Crinoidea: Cyrtocrinina und Millericrinina. [Echinodermata from the Upper Toarcian and Aalenian of Germany. I. Crinoidea: Cyrtocrinina and Millericrinina.) 51 S., 7 Taf., 2 Abb., 5 Tab.; 1995.

227 Schweigert, G.: *Amoebopeltoceras* n. g., eine neue Ammonitengattung aus dem Oberjura (Ober-Oxfordium bis Unter-Kimmeridgium) von Südwestdeutschland und Spanien. [*Amoebopeltoceras* n. g., a new ammonite genus from the Upper Jurassic (Late Oxfordian to Early Kimmeridgian) of SW Germany and Spain.] 12 S., 10 Abb.; 1995.

228 Ziegler, R.: Die untermiozänen Kleinsäugerfaunen aus den Süßwasserkalken von Engelswies und Schellenfeld bei Sigmaringen (Baden Württemberg). [The Lower Miocene micromammal faunas from the Freshwater Tufas of Engelswies and Schellenfeld near Sigmaringen (Baden Württemberg).] 53 S., 9 Taf., 4 Abb., 6 Tab.; 1995.

229 Warren, A.: *Plagiosternum granulosum* E. Fraas: a plagiosaurid temnospondyl from the Middle Triassic of Crailsheim, Germany. 8 pp., 5 figs.; 1995.

230 Haderer, F.-O., Demathieu, G. R. & Böttcher, R.: Wirbeltierfährten aus dem Rötquarzit (Oberer Buntsandstein, Mittlere Trias) von Hardheim bei Wertheim/Main (Süddeutschland). [Vertebrate tracks from the Rötquarzit (Upper Buntsandstein, Middle Triassic) of Hardheim near Wertheim/Main (South Germany)] 31 S., 3 Taf., 10 Abb., 3 Tab.; 1995.

231 Duffin, C. J.: Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 3. First chimaeroid from the Lias of Baden-Württemberg (Early Toarcian of Ohmden). 12 pp., 5 figs.; 1995.

232 Schweigert, G.: Neues über *Oxydiscites* Dacqué (Oberjura, Ammonitina, Streblitinae). [News on *Oxydiscites* Dacquè (Late Jurassic, Ammonitina, Streblitinae).] 13 S., 1 Taf., 2 Abb.; 1995.

233 Janz, H.: Neubeschreibung von *Strandesia risgoviensis* nov. comb. (Sieber 1905) (Crustacea, Ostracoda) aus dem Nördlinger Ries (Miozän, Süddeutschland). [Redescription of *Strandesia risgoviensis* nov. comb. (Sieber 1905) (Crustacea, Ostracoda) of the Nördlinger Ries (Miocene, southern Germany).] 17 S., 2 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; 1995.

234 Ziegler, R.: Pleistozäne Säugetierfauna von Genkingen bei Reutlingen (Baden Württemberg). [Pleistocene mammal faunas from Genkingen near Reutlingen (Baden-Württemberg).] 43 S., 6 Taf., 3 Abb., 10 Tab.; 1995.

235 Donovan, D. T.: A specimen of *Trachyteuthis* (Coleoidea) with fins from the Upper Jurassic of Solnhofen (Bavaria). 8 pp., 4 figs.; 1995.

236 Schweigert, G., Dietl, G., Kapitzke, M., Rieter, M., & Hugger, R.: Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Württemberg). [Dragon-flies from the Lithographic Limestones of Nusplingen (Upper Jurassic, Late Kimmeridgian, Württemberg).] 12 S., 7 Abb.; 1996.

237 Ziegler, R.: Die Großsäuger aus der Frühwürm-zeitlichen Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt. [The large mammals of the early Wuermian fauna from the Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Canstatt.] 67 S., 7 Taf., 2 Abb., 28 Tab.; 1996.

238 Schlegelmilch, R.: Neubearbeitung der Belemniten aus dem Hettangium von Nürtingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland). [Revision of the belemnites from the Hettangian of Nürtingen (Baden-Württemberg, SW Germany).] 17 S., 2 Taf., 1 Abb., 4 Tab.; 1996.

239 Riegraf, W.: Belemniten-Fanghäkchen (Cephalopoda, Coleoidea) aus der Psilonotenbank (Unterer Jura, tiefstes Hettangium) von Südwestdeutschland. [Belemnite Arm Hooks (Cephalopoda, Coleoidea) from the Psilonotenbank (Lower Jurassic, lowermost Hettangian) of Southwest Germany.] 38 S., 10 Abb.; 1996.

240 Duffin, C. J.: Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 4. The earliest German chimaeroid. 10 pp., 4 figs.; 1996.

241 Hellmund, M. & Hellmund, W.: Phosphoritisierte Insekten- und Annelidenreste aus der mitteloligozänen Karstspaltenfüllung „Ronheim 1“ bei Harburg (Bayern, Süddeutschland). [Phosphatized remains of insects and annelids from the Middle Oligocene fissure-filling „Ronheim 1“ near Harburg (Bavaria, Southern Germany).] 21 S., 17 Abb.; 1996.

242 Kutscher, M.: Echinodermata aus dem Ober-Toarcium und Aalenium Deutschlands. II. Ophiuroidea [Echinodermata from the Upper Toarcian and Aalenian of Germany II. Ophiuroidea.] 33 S., 5 Taf., 2 Abb., 1 Tab.; 1996.

243 Schweigert, G.: Erstnachweis von *Tripterygium* (Celastraceae) im Pliozän von Willershausen am Harz. [First record of *Tripterygium* (Celastraceae) from the Pliocene of Willershausen (N Germany).] 7 S., 1 Taf.; 1996.

244 – : Seltene Ammoniten aus dem Opalinuston (Unter-Aalenium) des Schwäbischen Jura (Baden-Württemberg). [Rare Ammonites from the Opalinuston Formation (Early Aalenian) of Swabia (SW Germany, Baden-Württemberg).] 17 S., 4 Taf.; 1996.

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 220	16 pp., 8 figs., 1 tab.	Stuttgart, 20. 3. 1995

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts

By Spencer G. Lucas, Albuquerque, and Rupert Wild, Stuttgart

With 8 Figures and 1 Table

Summary

We describe a left humerus of a dicynodont from the lower Lettenkeuper of Germany. This specimen cannot be assigned with certainty to any known Triassic dicynodont taxon, and we identify it as aff. *Dinodontosaurus* sp. The only other European Triassic dicynodont, a left humerus from the Muschelkalk of France identified by Broili as cf. *Placerias,* is re-identified as aff. *Parakannemeyeria* sp. Most Triassic dicynodonts had a broad distribution across Pangaea and have an abundant fossil record. We organize this record to identify five, temporally-successive Triassic dicynodont biochrons: *Lystrosaurus* biochron (early Induan), *Kannemeyeria* biochron (late Olenekian–early Anisian), *Shansiodon* biochron (early Anisian), *Dinodontosaurus* biochron (Ladinian) and *Placerias* biochron (late Carnian).

Zusammenfassung

Aus dem unteren Lettenkeuper von Deutschland wird der linke Humerus eines Dicynodontiers beschrieben. Dieser Fund kann keinem bekannten Taxon von Trias-Dicynodontiern sicher zugeordnet werden; er wird als aff. *Dinodontosaurus* bestimmt. Der einzige weitere Trias-Dicynodontier, ein linker Humerus aus dem Muschelkalk von Frankreich, von Broili als cf. *Placerias* bestimmt, gehört zu aff. *Parakannemeyeria.* Die meisten Trias-Dicynodontier waren über Pangäa weit verbreitet und sind fossil gut dokumentiert. Aufgrund ihres Vorkommens können fünf zeitlich aufeinanderfolgende Dicynodontier-Biozonen unterschieden werden: Eine *Lystrosaurus*-Biozone (frühes Induan), eine *Kannemeyeria*-Biozone (spätes Olenek–frühes Anis), eine *Shansiodon*-Biozone (frühes Anis), eine *Dinodontosaurus*-Biozone (Ladin) und eine *Placerias*-Biozone (spätes Karn).

Contents

1. Introduction 2
2. Locality and stratigraphic context 2
3. Description 4
4. Identification 7
5. Broili's dicynodont 8
6. Triassic dicynodont biochronology 8
    6.1. Introduction 8
    6.2. *Lystrosaurus* biochron 8

6.3. *Kannemeyeria* biochron 10
6.4. *Shansiodon* biochron 11
6.5. *Dinodontosaurus* biochron 11
6.6. *Placerias* biochron 12
7. References 14

1. Introduction

Dicynodonts were a widespread group of terrestrial, herbivorous synapsids during the Permian and Triassic (King 1988, 1990). In Triassic nonmarine strata, they are known from all the continents and are particularly abundant (often the dominant) tetrapod fossils at Early and Middle Triassic localities. The largest nonmarine Triassic stratigraphic terrane that virtually lacks dicynodonts is western Europe. Indeed, there is only one record of a Triassic dicynodont from Europe, a humerus identified as cf. *Placerias* from marine strata of the Muschelkalk south of Avricourt in Lorraine, France (Broili 1921). This fossil was housed in the collection of the Bayerische Staatssammlung fur Paläontologie und historische Geologie in Munich and destroyed during the Second World War.

Here, we put on record the second Triassic dicynodont discovered in western Europe, a left humerus from the lower Lettenkeuper of Germany. We also discuss briefly the biochronology of Triassic dicynodonts.

2. Locality and Stratigraphic Context

Mr. Traugott Haubold of Ansbach, a private collector and honorary assistant of the SMNS, collected the dicynodont fossil described here. He discovered it in the Upper Muschelkalk quarry of the firm Schön & Hippelein in Neidenfels in the spring of 1991. The small village of Neidenfels is in the vicinity of Crailsheim, a famous fossil-collecting area of Middle Triassic age (Upper Muschelkalk) in northern Baden-Württemberg, southwestern Germany (Fig. 1). Because of its recognition by the junior author (RW) as an extremely rare dicynodont humerus, Mr. Haubold immediately donated the bone to the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS). He had discovered it by splitting a sandy marly concretion at the base of the Vitriolschiefer, a series of black, laminated marly clays that immediately overlies the fossiliferous Grenzbonebed of the Upper Muschelkalk (Fig. 2). As a skilled technician, Mr. Haubold prepared the bone by means of a vibro-engraving needle.

The age of the top of the Grenzbonebed and the base of the Vitriolschiefer (Fig. 2), which is the boundary of the Upper Muschelkalk and Lettenkeuper, is Early Ladinian (lowermost Longobard: Visscher et al. 1993) or Early/Middle Ladinian (upper Fassan: Hagdorn & Gluchowski 1993). The transition from the Grenzbonebed to the Vitriolschiefer was a time of regression of the epicontinental Muschelkalk sea in southwestern Germany. In the Grenzbonebed, sedimentation was reduced to a condensed vertebrate detritus layer containing redeposited intraclasts. This facies continues into the lowermost Vitriolschiefer-layer, but did not build a bonebed. Freshwater and terrigenous influences increased throughout the Grenzbonebed deposition and became dominant in the Vitriolschiefer, as is demonstrated by the stratigraphic distribution of marine, brackish and terrestrial vertebrate faunal elements (Hagdorn & Reiff 1988) in the Grenzbonebed. Vertebrate remains are rare in the Vitriolschiefer because they are dispersed horizontally and vertically due to increased rates of sedimentation of clays at the onset of Lettenkeuper deposition.

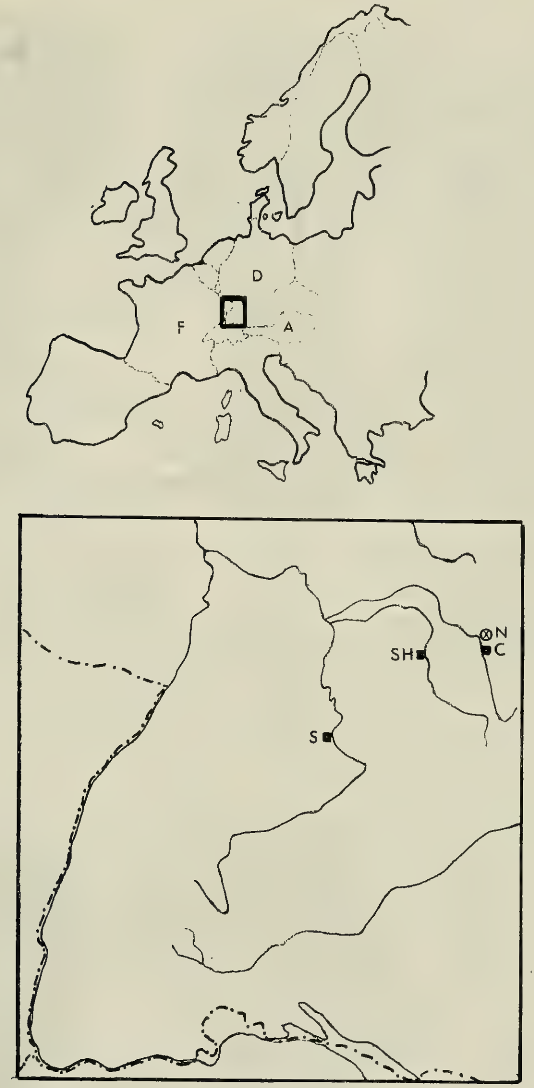


Fig. 1. Geographic position of the discovery locality of the dicynodont humerus of aff. *Dinodontosaurus* in western Europe (above) and in southwestern Germany (below). Abbreviations are: A = Austria, C = Crailsheim, D = Germany, F = France, N = Neidenfels, S = Stuttgart, SH = Schwäbisch Hall.

As shown by BRUNNER (1973), coarser-grained portions of the Lettenkeuper were transported from the southeast to the northwest, originating on the edge of the Vindelician highland. Amphibian and terrestrial reptile fossils also were transported in this direction. We thus conclude that the biotope of the dicynodont from the basal Vitriolschiefer, here identified as aff. *Dinodontosaurus* sp., was the emerging Vindelician highland located about 70 km southeast of the fossil locality.

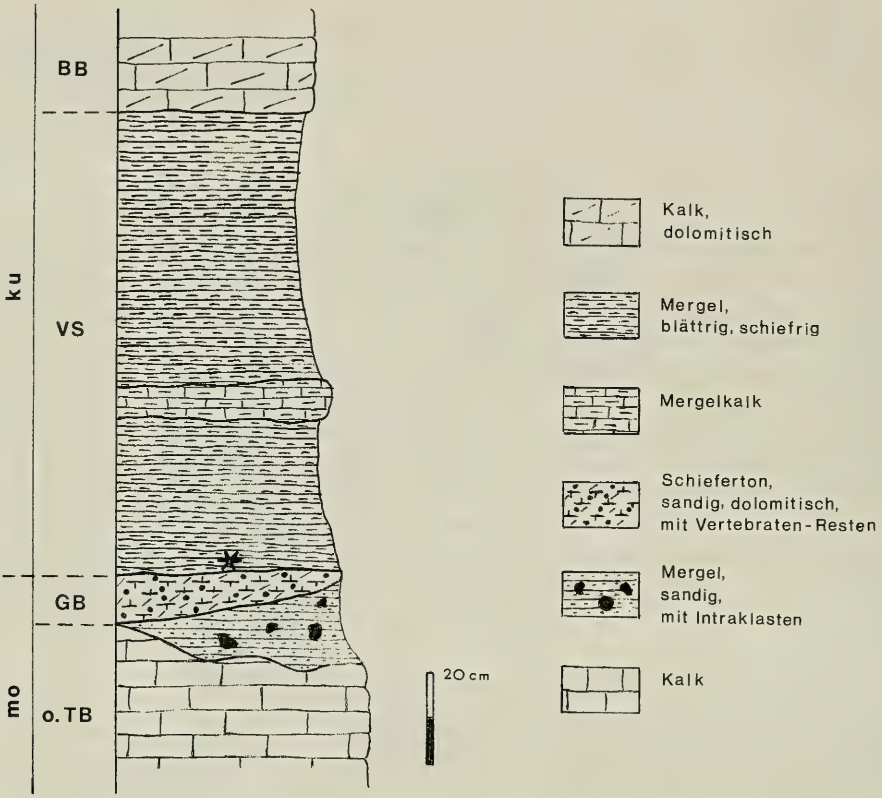

ku
BB
VS
GB
mo
o.TB
20 cm
Kalk, dolomitisch
Mergel, blättrig, schiefrig
Mergelkalk
Schieferton, sandig, dolomitisch, mit Vertebraten-Resten
Mergel, sandig, mit Intraklasten
Kalk

Fig. 2. Stratigraphic section of the transition from the Upper Muschelkalk (mo) to the Lower Lettenkeuper (ku) in the quarry of SCHÖN & HIPPELEIN in Neidenfels near Crailsheim (modified from a section measured by T. HAUBOLD, who discovered the humerus identified as aff. *Dinodontosaurus* sp.). Abbreviations are: BB = Blaubank, GB = Grenzbonebed, o.TB = obere Terebratelbank, VS = Vitriolschiefer, * = stratigraphic position of humerus of aff. *Dinodontosaurus.*

3. Description

The dicynodont left humerus (Figs. 3–5) is SMNS 56891. It is a short, robust bone with considerably expanded proximal and distal ends that are twisted about the shaft (the angle subtended by this twisting is approximately 60 degrees: Table 1). The proximal articular surface is a broad convex edge which has a slightly rugose surface. This surface has a tall, triangular cross section in proximal view, with the most acute angle of the triangle pointing anteriorly.

The proximal articular surface protrudes anteriorly to become confluent with the deltopectoral crest. This crest is 53% of the maximum proximo-distal length of the entire humerus and is a thick flange of bone with a knobby antero-distal half of its anterior edge. Four distinct, knob-like tuberosities are present, one of which (the postero-dorsal one) is broken. Away from the tuberosities, the anterior edge of the deltopectoral crest has a roughened surface. The deltopectoral crest and head of the humerus occupy its proximal half, which is slightly convex dorsally and slightly concave ventrally.

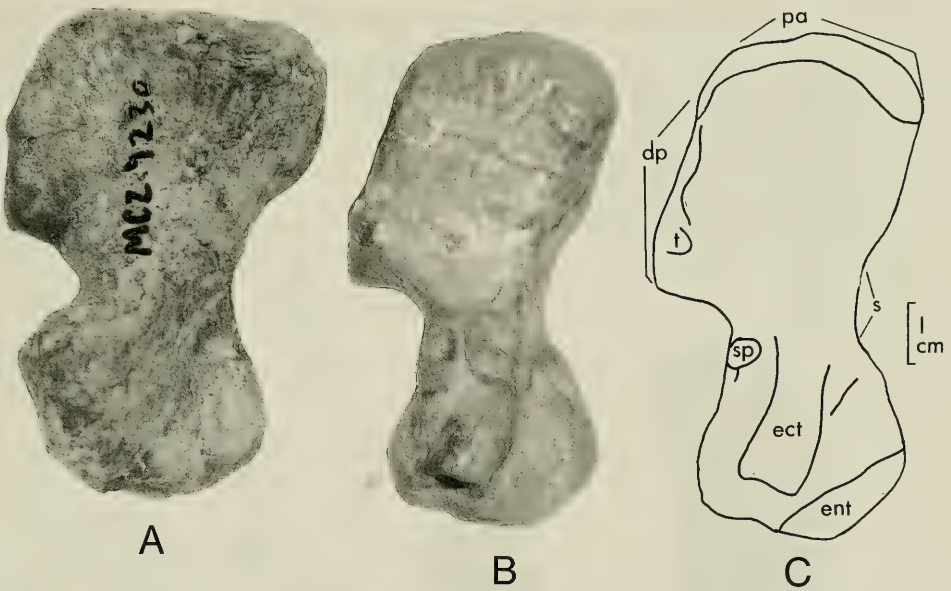

MCZ 9230
pa
dp
t
s
1 cm
sp
ect
ent
A
B
C

Fig. 3. Dorsal views of dicynodont left humeri. A: *Dinodontosaurus tener*, MCZ 9230. B–C: SMNS 56891. – Abbreviations are: dp – deltopectoral crest, ect – ectepicondyle, ent – entepicondyle, pa – proximal articular surface, s – shaft, sp – supinator process, t – tuberosity.

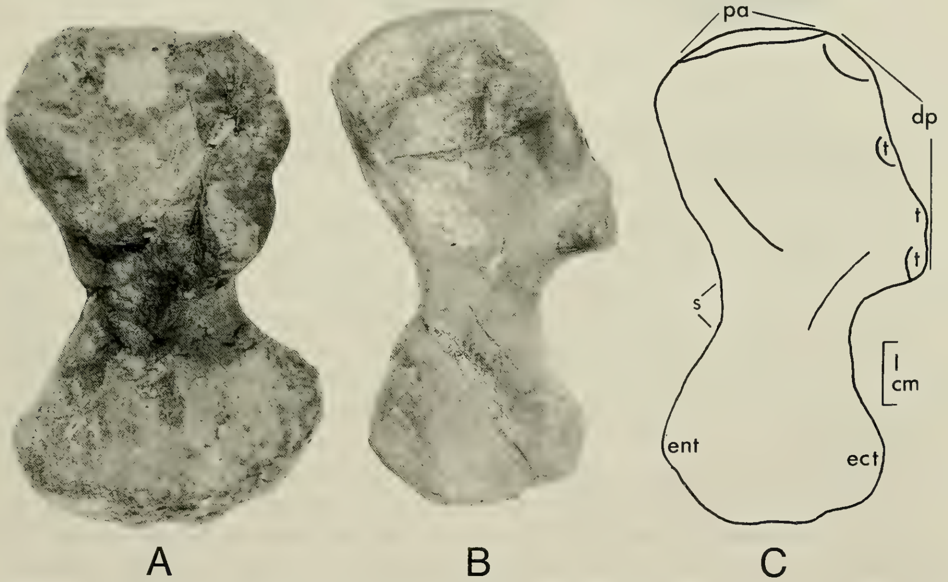

pa
dp
t
t
t
s
1 cm
ent
ect
A
B
C

Fig. 4. Ventral views of dicynodont left humeri. A: *Dinodontosaurus tener*, MCZ 9230. B–C: SMNS 56891. – Abbreviations are the same as in Fig. 1.

Tab. 1. Measurements (in mm) of SMNS 56891 and MCZ 9230.

Measurement	SMNS 56891	MCZ 9230
proximo-distal length	79.1	68.3
proximal width	34.7	40.7
distal width	42.8	42.7
length deltopectoral crest	41.9	33.5
maximum width shaft	24.4	21.9
angle twist of heads (degrees)	± 60	± 40

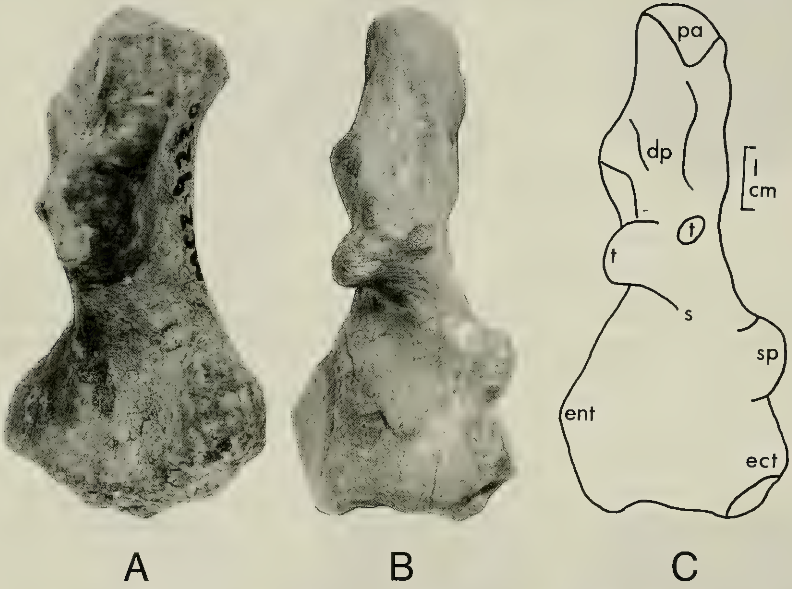


Fig. 5. Anterior views of dicynodont left humeri. A: *Dinodontosaurus tener*, MCZ 9230. B–C: SMNS 56891. – Abbreviations are the same as in Fig. 1.

The shaft distal to the deltopectoral crest is very short and stout, though very constricted relative to the proximal and distal ends of the bone. Its cross section is a somewhat angular oval. The distal end of the humerus flares out to form two flanges of bone. The larger flange is the entepicondyle, which forms a nearly flat, plate-like projection posteriorly. The attachment point for the flexor muscles of the forearm on the postero-distal edge of the entepicondyle is a blunt, slightly convex surface. No entepicondylar foramen is present. A compression fracture has slightly displaced the entepicondyle dorsally.

This fracture somewhat exaggerates the dorsal concavity and ventral convexity of the distal end of the humerus that separates the entepicondyle from the ectepicondyle. Viewed distally, the ectepicondyle has an almost cylindrical cross section that expands in diameter distally. The antero-distal edge of the ectepicondyle is a circular pit with a rim of raised bone that becomes a distally oriented flange on the postero-dorsal edge of the pit. Anterior and proximal to the ectepicondyle is a blunt, anteriorly-directed supinator process. The anterior edge of this process is a convex, roughened surface that is flattened in a dorso-ventral plane.

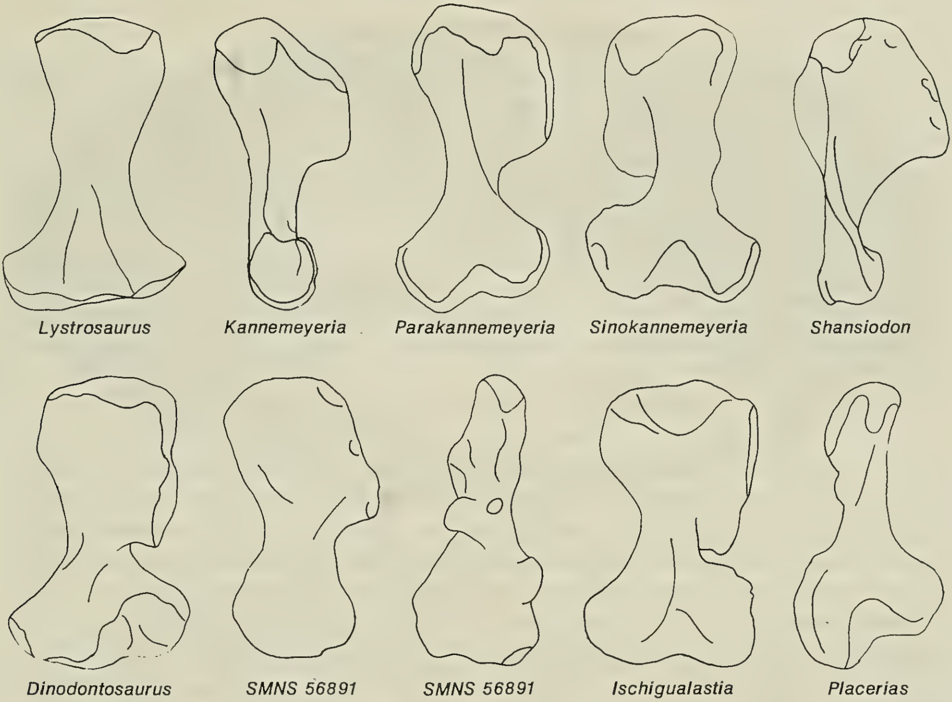


Fig. 6. Dorsal views of humeri of selected Triassic dicynodonts (except for *Kannemeyeria*, second view of SMNS 56891 and *Placerias*, which are anterior views). All humeri are drawn to the same size, so not to scale (drawings after Camp & Welles 1956; Sun 1963; Defauw 1986).

4. Identification

Dicynodont taxonomy is based almost totally on cranial characters, so precise identification of isolated postcranial elements such as SMNS 56891 is nearly impossible. Defauw (1986), in an initial study of postcranial variation among dicynodonts, noted significant differences among their postcrania but did not attempt to differentiate dicynodont taxa on this basis. Clearly, such a basis exists (see, for example, Fig. 6), and it needs to be developed in the future.

SMNS 56891 does not correspond in morphology to any known Triassic dicynodont (Fig. 6). Measurements (Table 1) indicate it is about the same size as MCZ (Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge) 9230, a left humerus of *Dinodontosaurus tener* from the Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. However, significant differences exist between SMNS 56891 and *D. tener*, including: (1) the humerus of *D. tener* is more robust, with a much broader deltopectoral crest, shorter and wider shaft and relatively broader distal end; (2) the *D. tener* humerus lacks a supinator process; and (3) the anterior face of the distal end of the humerus of *D. tener* lacks the pronounced dorsal concavity and ventral convexity of SMNS 56891. Clearly, SMNS 56891 does not belong to *Dinodontosaurus* (Figs. 3–6), nor can it be readily assigned to any other Triassic dicynodont taxon. Because its greatest resemblance is to *Dinodontosaurus* among the Triassic dicynodonts, we identify SMNS 56891 as aff. *Dinodontosaurus* sp.

5. BROILI's Dicynodont

BROILI (1921) described and illustrated a dicynodont humerus from the Upper Muschelkalk of Lorraine as cf. *Placerias.* The bone was never freed from the rock, so only part of its dorsal aspect could be examined and, as mentioned above, it was lost during the Second World War. CAMP & WELLES (1956: 256) concluded that this specimen does not represent *Placerias* and probably pertains to a Middle Triassic dicynodont such as *Sinokannemeyeria.* They noted:

> It [BROILI's specimen] is about half the length of *Placerias* and is flat and thin. The distal and proximal ends lie in the same plane rather than at right angles to each other . . . Broili's specimen is smooth with fine striae on its surface. The shape and extent of the expanded deltoid crest indicate that it is the left humerus of an anomodont, though not *Placerias.* It more nearly resembles *Sinokannemeyeria.*

Nevertheless, KING (1988: 108, 160) listed *Placerias* from Europe based on BROILI's (1921) report.

The left humerus (BROILI misidentified it as a right humerus) illustrated by BROILI (1921, fig. 1) is about twice the size of SMNS 56891. According to BROILI (1921), its maximum length is 170 mm and greatest width across the deltopectoral crest is 90 mm. BROILI did not prepare the humerus out of the rock, so he illustrated it only in anterior view with much of the distal end still encased in rock. In addition to the size difference (which, of course, could be due to ontogenetic differences), other significant differences between BROILI's (1921) specimen and SMNS 56891 include: (1) BROILI's specimen has a much shorter deltopectoral crest proximo-distally; (2) BROILI's specimen has a relatively longer and much narrower shaft; and (3) no supinator crest is present on BROILI's specimen. BROILI's specimen resembles *Kannemeyeria, Sinokannemeyeria* and *Parakannemeyeria* more than it does SMNS 56891. In size, it is only slightly smaller than a juvenile specimen of *Parakannemeyeria youngi* illustrated by SUN (1963, fig. 42). However, assignment of BROILI's specimen to either *Kannemeyeria, Parakannemeyeria*, or *Sinokannemeyeria* is impossible simply because of a lack of additional information on the dorsal and distal morphology of BROILI's specimen.

Nevertheless, two things seem certain about BROILI's specimen. First, it is not the same taxon as SMNS 56891. Second, it is not *Placerias*, so its identification as cf. *Placerias* was misleading. We identify it as aff. *Parakannemeyeria* sp.

6. Triassic Dicynodont Biochronology

6.1. Introduction

Dicynodonts had a Pangaea-wide distribution during most of the Triassic (Fig. 7), so they have great potential for correlating Triassic nonmarine strata. Here, we briefly review Triassic dicynodont biochronology, in part to establish better the biochronological significance of SMNS 56891. In so doing, we modify the dicynodont zonation of COOPER (1982) (Fig. 8) and also differ in some taxonomy and correlations from recent dicynodont-based biochronology proposed by COX (1991) and BATTAIL (1993).

6.2. *Lystrosaurus* biochron

Lystrosaurus has a nearly Pangaea-wide distribution in early Induan strata, being known from South Africa, Antarctica, India, China, Russia and possibly Laos and

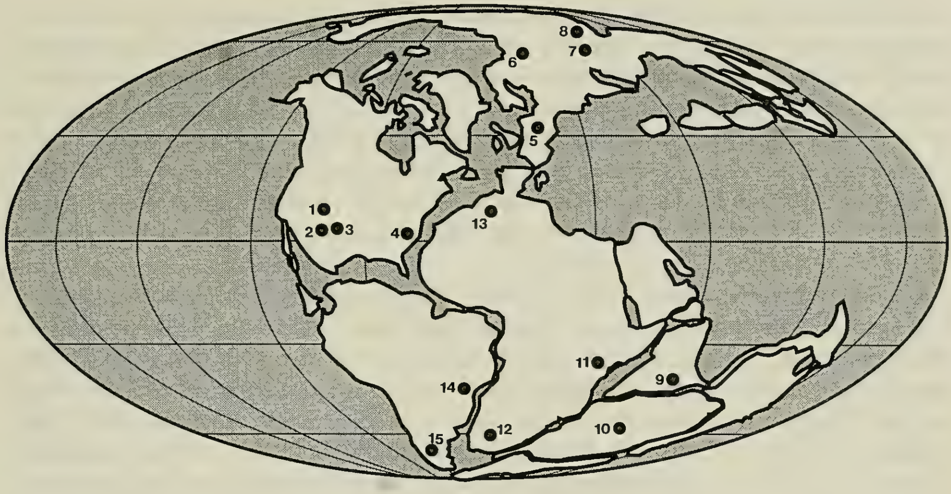


Fig. 7. Map of principal Triassic dicynodont localities. Localities are: 1 – Popo Agie Formation, Chinle Group, Wyoming, USA; 2 – Blue Mesa Member, Petrified Forest Formation, Chinle Group, Arizona, USA; 3 – Los Esteros Member, Santa Rosa Formation, north-central New Mexico; 4 – Pekin Formation, Newark Supergroup, North Carolina, USA; 5 – Muschelkalk and Lettenkeuper, France and Germany; 6 – Cis-Urals, Russia; 7 – Guodikeng Formation, Junggur basin, China; 8 – Ermaying Formation, Ordos basin, China; 9 – Pranhita-Godavari Valley, India; 10 – Fremouw Formation, Antarctica, 11 – Manda Formation, Tanzania ; 12 – Karoo basin, South Africa; 13 – Argana Formation, Morocco; 14 – Santa Maria Formation, Brazil; 15 – Ischichuca Formation, Argentina.

COOPER			LUCAS & WILD		
TRIASSIC	Norian	*Plateosaurus* Zone	▨	Rhaetian	TRIASSIC
				Norian	
		Placerias Zone			
	Carnian			Carnian	
			Placerias biochron		
		Stahleckeria Zone			
			▨		
	Ladinian	*Dinodontosaurus* Zone	*Dinodontosaurus* biochron	Ladinian	
	Anisian	*Tetragonias* Zone	▨	Anisian	
			Shansiodon biochron *Kannemeyeria* biochron		
	Scythian	*Kannemeyeria* Zone		Olenekian	
			▨		
				Induan	
PERMIAN	Dorashamian				
		Lystrosaurus Zone	*Lystrosaurus* biochron		
	Djulfian				

Fig. 8. Our biochronology of Triassic dicynodonts compared to the biostratigraphic scheme of COOPER (1982).

Australia (e.g. COLBERT 1974; COSGRIFF et al. 1982). Its occurrences define a *Lystrosaurus* biochron previously referred to as the *Lystrosaurus* zone or *Lystrosaurus* beds. We use the term biochron here to refer to the time equivalent to a taxon range zone, instead of the biostratigraphic term zone or the lithostratigraphic term bed, both of which do not necessarily refer to a time interval. The small dicynodont *Myosaurus gracilis* co-occurs with *Lystrosaurus* in South Africa and Antarctica (HAMMER & COSGRIFF 1981). COOPER (1982) considered the *Lystrosaurus* "Zone" to be of Late Permian age, but we follow recent workers who assign the strata that contain *Lystrosaurus* to the earliest Triassic (Fig. 8).

We note, however, that a problem, unresolvable at present, exists with regard to assigning the *Lystrosaurus* biochron to the Permian, Triassic or Permian-Triassic. Most workers have long assumed that the first appearance datum (FAD) of *Lystrosaurus* corresponds to the base of the Triassic, even though there is no way to correlate this FAD to the base of the marine Triassic of the standard global chronostratigraphic scale (SGCS), which is the base of the Induan = the FAD of the ammonoid *Otoceras* (TOZER, 1984). Furthermore, the FAD of *Lystrosaurus* has long been supposed to postdate the last appearance datum (LAD) of the characteristically Late Permian dicynodont *Dicynodon* (= *Daptocephalus*). However, in the Junggur basin of northwestern China and the Karoo basin of South Africa, fossils of *Dicynodon* and *Lystrosaurus* co-occur in an overlap zone. At Dalonggkou in the Junggur basin, in the upper part of the Guodikeng Formation, they co-occur over a 30 m thick interval of mostly purplish red silty mudstone (CHENG & LUCAS 1993). In South Africa, *Dicynodon* and *Lystrosaurus* overlap in a 15 m thick interval at the base of the Palingkoof Member of the Balfour Formation (SMITH 1993). No biostratigraphic data available from either the Chinese or South African sections provides a convincing correlation to the SGCS, but evidence from Russia and Greenland indicates that at least some (though not necessarily all) *Lystrosaurus* fossils are of Triassic age. In Russia, *Lystrosaurus* co-occurs with the amphibians *Luzocephalus* and *Tupilakosaurus* (OCHEV & SHISHKIN 1989). These amphibians also are known from marine strata with Induan ammonoids in Greenland (OCHEV & SHISHKIN 1989). This is the most direct evidence that part of the *Lystrosaurus* biochron is Triassic, but whether or not the FAD of *Lystrosaurus* is the base of the Triassic still needs to be determined.

6.3. *Kannemeyeria* biochron

Kannemeyeria has a distribution in deposits that straddle the Early-Middle Triassic boundary that is nearly as broad as that of *Lystrosaurus*. Its fossils are known from Argentina, South Africa, South West Africa, Zambia, Russia, China and India.

Kannemeyeria is a medium- to large-sized dicynodont in which both sexes have tusks. In dorsal view, the zygomatic arches are parallel or nearly so. The high and narrow parietal crest is at a steep angle to the frontal portion of the skull and does not expose the interparietal dorsally. The orbit is relatively large, and the pre-canine region of the snout is relatively short. There is a mid-nasal ridge, and the premaxilla is drawn out into a pointed snout. The type species of *Kannemeyeria* is *K. simocephalus* (WEITHOFER 1888) from South West Africa. Only one other species is valid, *K. cristarhynchus* KEYSER & CRUICKSHANK 1979 (= *K. argentinensis* BONAPARTE 1966).

Critical to recognition of the *Kannemeyeria* biochron is the synonymy of *Rechnisaurus, Uralokannemeyeria* and *Shaanbeikannemeyeria* with *Kannemeyeria*. Cox (1991) has synonymized *Uralokannemeyeria* and *Shaanbeikannemeyeria* with *Rechnisaurus*, and we agree fully with this decision. However, Cox (1991) as well as King (1988), Bandyopadhyay (1989) and Defauw (1993) have retained *Rechnisaurus* as a genus distinct from *Kannemeyeria*. The principal character that can be marshalled to distinguish *Rechnisaurus* from *Kannemeyeria* is the former's possession of a blunt snout. Like Keyser & Cruickshank (1979), we regard this as a species level difference between *K. cristarhynchus* and *K. simocephalus*.

Kannemeyeria biochron localities are: (1) Yerrapalli Formation, Pranhita-Godavari Valley, India; (2) lower Omingonde Formation (Etjo Beds), Etjo Mountain, South West Africa; (3) upper Burgersdorp Formation, South Africa; (4) lower fossiliferous horizon of N'tawere Formation, Luangwa Valley, Zambia; (5) upper Puesto Viejo Formation, Mendoza Province, Argentina; (6) lower Ermaying Formation, Ordos basin, China; and (7) Donguz Svita, Orenburg District, Russia. These occurrences are either of late Early Triassic (late Olenekian) or of earliest Middle Triassic (early Anisian) age (Bandyopadhyay 1988).

6.4. *Shansiodon* biochron

Lucas (1993a) established the *Shansiodon* biochron for the distribution of this small- to medium-sized dicynodont. Its occurrences are: (1) Ermaying Formation, Ordos basin, China; (2) Donguz Svita, Orenburg District, Russia; (3) Manda Formation, Tanzania; (4) Omingonde Formation, South Africa; (5) N'tawere Formation, Zambia; and (6) Cerro de las Cabras Formation, Mendoza Province, Argentina. All of these occurrences are of earliest Middle Triassic (early Anisian) age. There thus is overlap of the *Kannemeyeria* and *Shansiodon* biochrons during the early Anisian, as Cooper (1980) noted.

Cooper (1982) identified a *Tetragonias* "Zone" (we consider *Tetragonias* to be a junior synonym of *Shansiodon*: Lucas 1993a) which also included occurrences of *Kannemeyeria* younger than his *Kannemeyeria* "Zone" (Fig. 8). We prefer instead to indicate the clear temporal overlap of *Kannemeyeria* and *Shansiodon* in our biochronological scheme (Fig. 8).

In China, the so-called "*Sinokannemeyeria* fauna" or "kannemeyeriid fauna" includes *Shansiodon* (e.g. Sun 1972; Cheng 1981). The Chinese endemic dicynodonts *Sinokannemeyeria* and *Parakannemeyeria* are thus of *Shansiodon*-biochron age, except for the earliest record of *Parakannemeyeria*, which is in *Kannemeyeria*-biochron-age strata of the lower Ermaying Formation of the Ordos basin (Cheng 1981; Lucas 1993c).

6.5 *Dinodontosaurus* biochron

A dearth of late Middle Triassic (Ladinian) nonmarine tetrapod faunas exists, the main ones being from South America. *Stahleckeria potens* (= *Barysoma lenzii*: Lucas 1993b) and *Dinodontosaurus* have been listed as Late Triassic dicynodonts from the Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil (King 1988, 1990), but they are of Middle Triassic age (Barbarena 1977; Barbarena et al. 1985; Lucas 1993b).

Dinodontosaurus occurs in the Santa Maria Formation of Brazil and the Ischichuca (Chañares) Formation of Argentina (Cox 1965, 1968), strata generally considered to be of Ladinian age. Because of its restriction to South America, correlation of the *Dinodontosaurus* biochron across Pangaea is problematic. Both German dicynodonts – the specimen described by Broili and SMNS 56891 – are from strata that can be stratigraphically compared with strata of *Dinodontosaurus*-biochron age. Neither specimen is *Dinodontosaurus*, but both most resemble Middle Triassic dicynodonts: Broili's is most similar to a juvenile *Parakannemeyeria* and SMNS 56891 most resembles *Dinodontosaurus*. The unique morphology of both German humeri may indicate they are hitherto unknown taxa and thus represent an unknown and endemic Middle Triassic dicynodont fauna in Europe. Difficulty in correlating the *Dinodontosaurus* biochron in part may reflect a Ladinian period of tetrapod endemism and also reflects the dearth of Ladinian faunas.

Stahleckeria is the largest dicynodont of the *Dinodontosaurus* biochron (indeed, it is the largest dicynodont), but it is known only from Brazil. The endemism of so large a herbivore on Pangaea suggests endemism of the land-vertebrate fauna of the Ladinian. The best candidate for an occurrence of *Stahleckeria* outside Brazil is *Elephantosaurus* from Russia. Vjushkov (1969) described *Elephantosaurus jachimovitschi* from the Kuyurgazin district of Bashkirskaya, Russia. The strata from which this dicynodont was derived, the Yushatyr Svita, are supposed to be of Middle-Late Triassic age. *E. jachimovitschi* is known solely from a fragment of the interorbital region of the skull (Vjuschkov 1969, fig. 2). It was originally considered to be a kannemeyeriid near *Stahleckeria* with a much thicker skull roof and a distended orbital margin. However, as King (1988) observed, the holotype is so incomplete that *E. jachimovitschi* is best considered a nomen dubium.

Cooper (1982) recognized successive *Dinodontosaurus* and *Stahleckeria* "Zones" in his biostratigraphic scheme (Fig. 8). However, we do not accept this simply because *Dinodontosaurus* and *Stahleckeria* co-occur in the Santa Maria Formation of Brazil, which is a correlative of the Ischichuca Formation of Argentina (Lucas 1993b).

6.6. *Placerias* biochron

One of the last dicynodonts, *Placerias,* is known from late Carnian (Tuvalian) strata in the USA (Wyoming, Arizona, North Carolina) and Morocco. Lucas & Hunt (1993) reviewed the North American *Placerias*, recognizing only one species, *P. hesternus* (= *P. gigas*). Cooper's (1982) assignment of the *Placerias* Zone to the Carnian and Norian cannot be supported; *Placerias* is known only from upper Carnian strata.

Three dicynodont taxa have been named from Upper Triassic strata of the Argana Formation in Morocco: *Moghreberia nmachouensis* Dutuit 1980; *Azarifeneria barrati* Dutuit 1989a and *A. robustus* Dutuit 1989b. Dutuit (1980, 1988) based *M. nmachouensis* on two skulls and assorted postcrania. This taxon closely resembles *Placerias*, but supposedly differs cranially in features that include a lower, shorter interparietal crest and convex skull roof above the orbits. Dutuit's (1988) plates indicate that the cranial material of *M. nmachouensis* is much crushed and distorted, so his reconstruction of the skull, which makes it look quite distinct from *Placerias*, is open to reinterpretation. Indeed, Lucas (1990) and Cox (1991) considered

Moghreberia to be a synonym of *Placerias.* We follow this conservative conclusion, and identify the Argana taxon as *Placerias nmachouensis.*

DUTUIT (1989a) based *Azarifeneria barrati* on two skull fragments, part of an interparietal crest and part of the occipital plate, presumably of a single individual. In diagnosing *A. barrati,* DUTUIT only distinguished it from the gigantic Brazilian dicynodont *Stahleckeria potens.* DUTUIT correctly noted that the narrow interparietal crest which includes the postorbitals and the divergent basioccipitals of the holotype of *A. barrati* distinguish it from *S. potens.* But, these are also features that distinguish *Placerias nmachouensis* from *S. potens* (DUTUIT 1988). DUTUIT (1989a) estimated the skull length of the holotype specimen of *A. barrati* as 0.8 m, whereas that of the specimens he described as *P. nmachouensis* is about 0.5 m (DUTUIT 1988). Other than by size, *A. barrati* and *P. nmachouensis* do not differ. Both are from nearby localities and similar stratigraphic horizons. It seems most reasonable to regard *A. barrati* as a junior synonym of *P. nmachouensis.*

DUTUIT (1989b) named a second species of *Azarifeneria, A. robustus,* for an incomplete lower jaw from the same locality as the type material of *M. nmachouensis.* As DUTUIT (1989b) noted, this jaw is more massive, deeper and has a shorter symphysis than that of *P. nmachouensis.* However, this incomplete lower jaw cannot be distinguished from that of *Stahleckeria potens* (HUENE 1935, pl. 6, figs. 2–3) or *Placerias hesternus* (CAMP & WELLES 1956, fig. 24). Furthermore, dicynodont jaws of larger individuals of a single taxon tend to be more massive and deeper than those of smaller individuals. So, we are not certain that the holotype of *A. robustus* is not just a jaw fragment of a large individual of *P. nmachouensis.* Indeed, DUTUIT (1988, pl. 2, figs. A-C) originally illustrated the holotype of *A. robustus* as a specimen of *P. nmachouensis.* In light of these observations, we consider *A. robustus* to be a synonym of *P. nmachouensis.* There is thus only one valid taxon of dicynodont from the Upper Triassic of Morocco, *P. nmachouensis* from localities XI and XII of level t. 5 of the Argana Formation.

The only Late Triassic dicynodont reported from Brazil is a skull named *Jachaleria candelariensis* by ARAUJO & GONZAGA (1980) from the Caturrita Formation, which overlies the Santa Maria Formation in Rio Grande do Sul. We cannot, however, differentiate this skull from that of *Ischigualastia* (LUCAS 1993b). Dicynodont taxa from the Upper Triassic of Argentina are *Ischigualastia jenseni* COX 1962 and *Jachaleria colorata* BONAPARTE 1972. Correlation of *Ischigualastia* occurrences in Argentina with other Late Triassic tetrapod faunas outside of South America has always been fraught with problems because of the endemism of the South American faunas. Here, we advocate the correlation of HUNT & LUCAS (1991), LUCAS et al. (1992) and LUCAS & HUNT (1993) that the *Ischigualastia* occurrences are of late Carnian age and approximately correlative with the *Placerias* biochron of this article.

Indeterminate dicynodonts have been reported from the Upper Triassic Maleri Formation in India by KUTTY et al. (1988) and KUTTY & SENGUPTA (1989). These specimens are skull fragments, a partial humerus and an atlantal neural arch (KUTTY & SENGUPTA 1989), but they have not been described or illustrated. The occurrence of the primitive phytosaur *Paleorhinus* in the Maleri Formation indicates the *Paleorhinus* biochron of late Carnian (Tuvalian) age (HUNT & LUCAS 1991a), which overlaps the *Placerias* biochron. It is thus likely that the Maleri Formation dicynodonts are of *Placerias* biochron age.

7. References

Araujo, D. C. & Gonzaga, T. D. (1980): Uma nova especie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodonta) do Triassico do Brasil. – Actas II Congr. Argentino de Paleont.1978, **1**: 159–174; Buenos Aires.

Bandyopadhyay, S. (1988): A kannemeyeriid dicynodont from the Middle Triassic Yerrapalli Formation. – Phil. Trans. roy. Soc. London, B, **320**: 185–233; London.

– (1989): The mammal-like reptile *Rechnisaurus* from the Triassic of India. – Palaeont., **32**: 305–312; London.

Barbarena, M. C. (1977): Bioestratigrafia preliminar de formacão Santa Maria. – Pesquisas, **7**: 111–129; Porto Alegre.

Barbarena, M. C., Araujo, D. C. & Lavina, E. L. (1985): Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil. – Nat. geogr. Res., **1**: 50–20; Washington, D. C.

Battail, B. (1993): On the biostratigraphy of the Triassic therapsid-bearing formations. – New Mex. Mus. nat. Hist. Sci. Bull., **3**: 31–35; Albuquerque.

Bonaparte, J. F. (1966): Sobre nuevos terapsidos triasicos hallados en el centro de la Provincia de Mendoza, Argentina. – Acta geol. Lill., **8**: 91–100; Tucumán.

– Annotated list of the South American Triassic tetrapods. – Gondwana Symp. 2, Proc. Pap.: 665–682; Pretoria.

Broili, F. (1921): Ein Fund von cf. *Placerias* Lucas in der kontinentalen Trias von Europa. – Zbl. Min. Geol. Paläont., **1921**: 339–343; Berlin.

Brunner, H. (1973): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen am Unteren Keuper (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F. **70**: 1–85; Stuttgart.

Camp, C. L. & Welles, S. P. (1956): Triassic dicynodont reptiles. Part I. The North American genus *Placerias*. – Mem. Univ. Calif., **13**: 255–304; Berkeley.

Cheng, Z. (1981): Permo-Triassic continental deposits and vertebrate faunas of China. – *In*: Cresswell, M. M. & Vella, P. (eds.): Gondwana five: 65–70; Rotterdam (A. A. Balkema).

Cheng, Z. & Lucas, S. G. (1993): A possible nonmarine GSSP for the Permian-Triassic boundary. – Albertiana, **12**: 39–44; Münster.

Colbert, E. H. (1974): *Lystrosaurus* from Antarctica.–Amer. Mus. Novitates, **2535**: 1–44; New York.

Cooper, M. R., Keyser, A. W. & Cruickshank, A. R. J. (1980): The origins and classification of Triassic dicynodonts: discussion and reply. – Trans. geol. Soc. South Afr., **83**: 107–110; Pretoria.

Cooper, M. R. (1982): A mid-Permian to earliest Jurassic tetrapod biostratigraphy and its significance. – Arnoldia (Zimbabwe), **9**: 77–104; Salisbury.

Cosgriff, J. F., Hammer, J. F. & Ryan, W. J. (1982): The Pangaean reptile *Lystrosaurus maccaigi* in the Lower Triassic of Antarctica. – J. Paleont., **56**: 371–385; Lawrence/Kansas.

Cox, C. B. (1962): Preliminary diagnosis of *Ischigualastia*, a new genus of dicynodont from Argentina. – Breviora, **156**: 8–9; Cambridge/Mass.

– (1965): New Triassic dicynodonts from South America. Their origin and relationships. – Phil. Trans. roy. Soc. London, B, **248**: 457–516; London.

– (1968): The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. IV. The dicynodont fauna. – Breviora, **295**: 1–27; Cambridge/Mass.

– (1991): The Pangaea dicynodont *Rechnisaurus* and the comparative biostratigraphy of Triassic dicynodont faunas. – Palaeont., **34**: 767–784; London.

Defauw, S. L. (1986): The appendicular skeleton of African dicynodonts. Ph.D. dissertation, Wayne State University, 284 pp.; Detroit.

– (1993): The Pangaean dicynodont *Rechnisaurus* from the Triassic of Argentina. – New Mex. Mus. nat. Hist. Bull., **3**: 101–105; Albuquerque.

Dutuit, J.-M. (1980): Principaux caractères d'un genre de dicynodonts du Trias Marocain. – Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, (D), **290**: 655–658; Paris.

– (1988): Ostéologie crânienne et ses enseignements, apports géologique et paléoécologique de *Moghreberia nmachouensis*, dicynodonte (Reptilia, Therapsida) du Trias supérieur marocain. – Bull. Mus. natl. d'Hist. nat., (4), **10**: 227–285; Paris.

– (1989): *Azarifeneria barrati*, un deuxieme genre de dicynodonte du Trias supérieur marocain. – Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, (II), **309**: 303–306; Paris. – [1989a]

– (1989): Confirmation des affinités entre Trias supérieurs marocain et sud-américain: découverte d'un troisième dicynodonte (Reptilia, Therapsida), *Azarifeneria robustus*, n. sp. de la formation d'Argana (Atlas occidental). – Compte Rendu Acad. Sci. Paris, D, **309**: 1267–1270; Paris. – [1989b]

HAGDORN, H. & GLUCHOWSKI, E. (1993): Paleobiogeography and stratigraphy of Muschelkalk echinoderms (Crinoidea, Echinoidea) in Upper Silesia. – *In*: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (eds.): Muschelkalk, Schöntaler Symposium 1991, Sonderband Ges. Naturk. Württemberg, **2**: 165–176; Korb (Goldschneck).

HAGDORN, H. & REIF, W.-E. (1988): „Die Knochenbreccie von Crailsheim" und weitere Mitteltrias-Bonebeds in Nordost-Württemberg. Alte und neue Deutungen. – *In*: HAGDORN, H. (ed.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim, Sonderband Ges. Naturk. Württemberg, **1**: 116–143; Korb (Goldschneck-Verlag).

HAMMER, W. R. & COSGRIFF, J. W. (1981): *Myosaurus gracilis*, an anomodont reptile from the Lower Triassic of Antarctica and South Africa. – J. Paleont., **55**: 410–424; Lawrence/Kansas.

HUENE, F. v. (1935): Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/1929. Lief. 1. 92 pp.; Tübingen (F. Heine).

HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (1991): The *Paleorhinus* biochron and the correlation of the nonmarine Upper Triassic of Pangaea. – Palaeont., **34**: 487–501; London.

KEYSER, A. W. & CRUICKSHANK, A. R. I. (1979): The origins and classification of the Triassic dicynodonts. – Trans. geol. Soc. South Afr., **82**: 81–108; Pretoria.

KING, G. (1988): Anomodontia. – Encycl. Palaeoherpetol., **17C**, 174 pp.; Stuttgart (G. Fischer).

– (1990): The dicynodonts: A study in paleobiology. 233 pp.; London (Chapman & Hall).

KUTTY, T. S. & SENGUPTA, D. P. (1989): The Late Triassic formations of the Pranhita-Godavari Valley and their vertebrate faunal succession – a reappraisal. – Ind. J. Earth Sci., **16**: 189–206; Calcutta.

KUTTY, T. S., JAIN, S. L. & ROY CHOWDHURY, T. (1988): Gondwana sequence of the northern Pranhita-Godavari Valley: its stratigraphy and vertebrate faunas. – Palaeobot., **36**: 263–282; Lucknow.

LUCAS, S. G. (1990): Toward a vertebrate biochronology of the Triassic. – Albertiana, **8**: 36–41; Utrecht.

– (1993): The *Shansiodon* biochron, Middle Triassic of Pangaea. – Albertiana, **11**: 40–42; Munster. – [1993a]

– (1993): *Barysoma lenzi* (Synapsida: Dicynodontia) from the Middle Triassic of Brazil, a synonym of *Stahleckeria potens*. – J. Paleont., **67**: 318–321; Lawrence/Kansas. – [1993b]

– (1993): Vertebrate biochronology of the Triassic of China. – New Mex. Mus. nat. Hist. Sci. Bull., **3**: 301–305; Albuquerque. – [1993c]

LUCAS S. G. & HUNT, A. P. (1993): A dicynodont from the Upper Triassic of New Mexico and its biochronological significance. – New Mex. Mus. nat. Hist. Sci. Bull., **3**: 321–325; Albuquerque.

LUCAS, S. G., HUNT A. P. & LONG, R. A. (1992): The oldest dinosaurs. – Naturwiss., **79/4**: 171–172; Heidelberg.

OCHEV, V. G. & SHISHKIN, M. A. (1989): On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods. – Acta Palaeont. Polon., **34**: 149–173; Warsaw.

ROY CHOWDHURY, T. (1970): Two new dicynodonts from the Triassic Yerrapalli Formation of central India. – Palaeont., **13**: 132–144; London.

SMITH, M. H. R. (1993): Changing fluvial environments across the Permian-Triassic boundary in the main Karoo basin, South Africa and possible causes of the tetrapod extinction. – New Mex. Mus. nat. Hist. Sci. Bull., **3**: 132; Albuquerque.

SUN, A. (1963): The Chinese kannemeyeriids. – Palaeont. Sin., N.S. C, **17**: 1–109; Beijing.

– (1972): Permo-Triassic reptiles of Sinkiang. – Sci. Sinica, **16**: 152–156; Beijing.

TOZER, E. T. (1984): The Trias and its ammonoids: the evolution of a time scale. – Geol. Surv. Canada Misc. Rep., **35**: 1–171; Toronto.

VISSCHER, H., BRUGMANN, W. A. & VAN HOUTE, M. (1993): Chronostratigraphical and sequence stratigraphical interpretation of the palynomorph record from the Muschelkalk of the Obernsees well, South Germany. – *In*: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (eds.): Muschelkalk, Schöntaler Symposium 1991, Sonderband Ges. Naturk. Württemberg, **2**: 145–152; Korb (Goldschneck).

VJUSHKOV, B. P. (1969): [New dicynodonts from the Triassic of southern Cisuralia]. – Paleont. Zhurn., **3**: 237–242; Moscow. – [Russian]

WEITHOFER, A. (1888): Über einen neuen Dicynodonten (*D. simocephalus*) aus der Karrooformation Südafrikas. – Ann. naturhist. Mus. Wien, **3**: 1–4; Vienna.

Addresses of the authors:

Dr. Spencer G. Lucas, New Mexico Museum of Natural History and Science, 1801 Mountain Road N. W., Albuquerque, New Mexico 87104, USA.

Dr. Rupert Wild, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D–70191, Stuttgart, Germany.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 221	7 pp., 10 figs.	Stuttgart, 20. 3. 1995

New Upper Jurassic Diptera (Limoniidae, Eoptychopteridae) from the Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany)

By Wieslaw Krzeminski, Kraków, and Jörg Ansorge, Rostock

With 10 figures

Summary

Two new Diptera are described from the Upper Jurassic Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany): *Crenoptychoptera bavarica* n. sp. (Eoptychopteridae) and *Tipunia intermedia* n. g. n. sp. (Limoniidae). *Tipunia* exhibits characters that are typical of both the Limoniidae and Tipulidae.

Zusammenfassung

Aus den oberjurassischen Solnhofener Plattenkalken (Bayern, Deutschland) werden zwei neue Dipteren Spezies beschrieben: *Crenoptychoptera bavarica* n. sp. (Eoptychopteridae) und *Tipunia intermedia* (Limoniidae). *Tipunia* n. g. n. sp. besitzt typische Merkmale der Limoniidae und Tipulidae.

1. Introduction

The Upper Jurassic Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany) is well known not only for *Archaeopteryx* but also for its numerous fossil insects. Till now the representatives of the following orders have been found: Odonata, Ephemeroptera, Saltatoria, Blattodea, Homoptera, Heteroptera, Coleoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Trichoptera and Diptera.

Diptera seem to be very rare, as up to now only one species has been described (*Prohirmoneura jurassica* HANDLIRSCH 1906, probably a representative of the Nemestrinidae (Brachycera): BEQUAERT & CARPENTER 1936, USSATCHOV 1968).

PONOMARENKO 1985 recorded a culicomorph midge in the collection of the Museum of Natural History, Vienna.

Empidia wulpi WEYENBERGH 1869, *Asilicus lithophilus* WEYENBERGH 1869 and *Tipularia teyleri* WEYENBERGH 1869 are very doubtful dipterans which need revision.

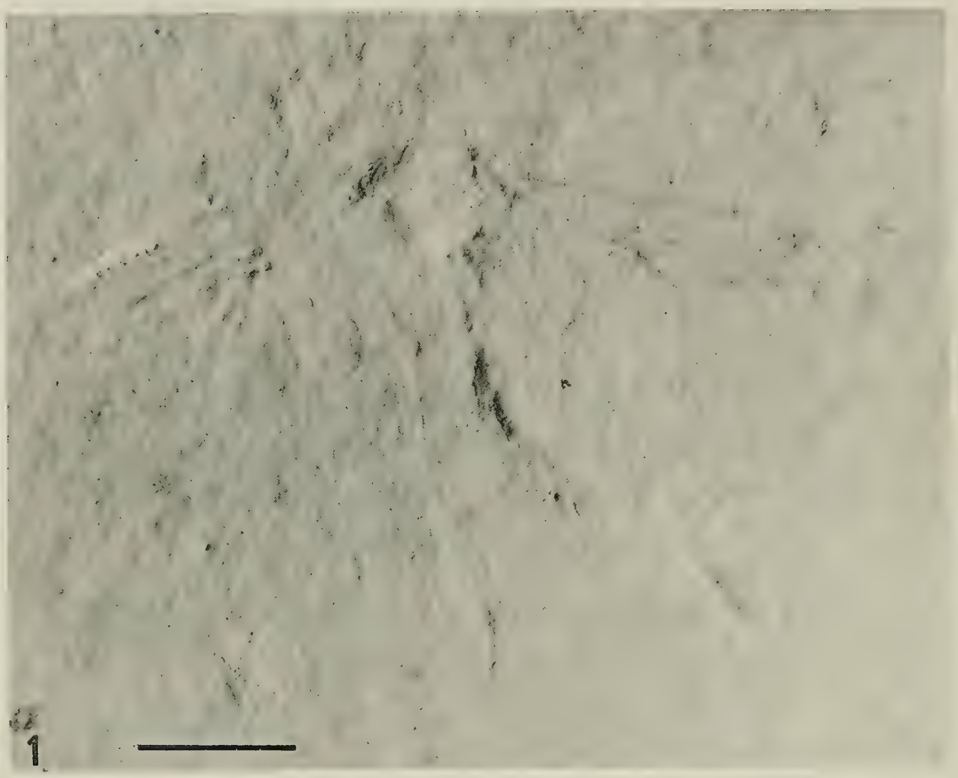


Fig. 1. *Crenoptychoptera bavarica* n. sp. (Eoptychopteridae), holotype (SMNS 62460) from the Lower Tithonian Solnhofen Lithographic Limestone. – Scale 5 mm.

The here described new dipterans from the Solnhofen Lithographic Limestone are comparatively large, and it seems that small dipteran species have simply been overlooked.

Recently a tipulomorph-like fly has been figured by Frickhinger 1994 (Fig. 354).

2. Description

Suborder Neoneura
Infraorder Ptychopteromorpha
Family Eoptychopteridae Handlirsch 1906

Genus *Crenoptychoptera* Kalugina 1985

Crenoptychoptera bavarica n. sp.
Figs. 1–2

Holotype: Complete specimen (SMNS 62460), housed in Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany, coll. W. Ludwig 1992.

Locus typicus: Wegscheid, near Eichstätt (Bavaria).

Stratum typicum: Upper Jurassic Lithographic Limestone, Lower Tithonian (Hybonotum Zone).

Derivatio nominis: After the Latin name Bavaria for Bayern.

2

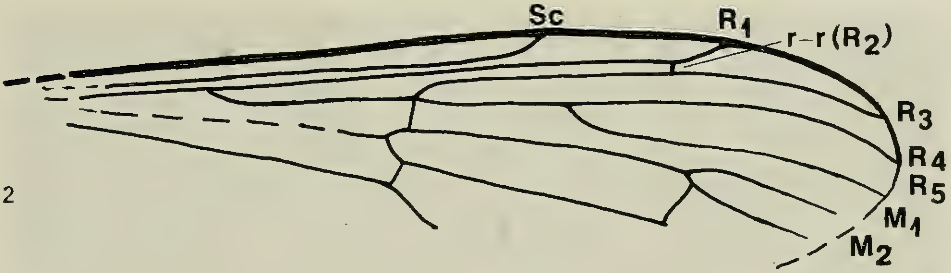


Fig. 2. *Crenoptychoptera bavarica* n. sp. (Eoptychopteridae), wing venation.

Diagnosis. – Sc ending just before R_{4+5}-fork; crossvein m-m almost straight.

Description. – Complete fly, legs (15 mm) longer than wings. Only the right wing is well preserved, but the anal part. Wing length ca. 11 mm. Sc ending just before fork of R_{4+5}. R_1 long; crossvein r-r (R_2) positioned ca. three times its length before R_1 tip. Rs rather long (ca. 1/4 of wing length and about 1/4 longer than R_{4+5}). R_3 2.3 times as long as Rs. R_4 2.3 times as long as R_{4+5}. Crossvein r-m at the fork of Rs. d-cell long and narrow, its shape being characteristic of the genus. Only three medial veins present. M_{1+2} almost twice as long as M_1. Crossvein m-m almost straight, only very slightly wavy. Terminal section of M_{3+4} invisible. Tip of Cu and anal veins not preserved.

Remarks. – Till now 3 species of the genus *Crenoptychoptera* have been described from the Jurassic and Lower Cretaceous of Asia (KALUGINA 1985, 1989). Only one specimen was found in Europe, in the Lower Jurassic of Dobbertin, Germany (ANSORGE, in preparation).

The species described here is larger than *C. antica* KALUGINA 1985 and *C. defossa* KALUGINA from the Middle Jurassic of Kubekowo (Siberia). *C. bavarica* has a shorter Sc than *C. gronskayae* KALUGINA 1989, which is almost of the same size.

Suborder Polyneura
Infraorder Tipulomorpha
Family Limoniidae HENDEL 1936
Subfamily Architipulinae HANDLIRSCH 1906

Genus *Tipunia* n. g.

Type species: *Tipunia intermedia* n. g. n. sp.

Derivatio nominis: A compound of *Tipula* (Fam. Tipulidae) and *Limonia* (Fam. Limoniidae).

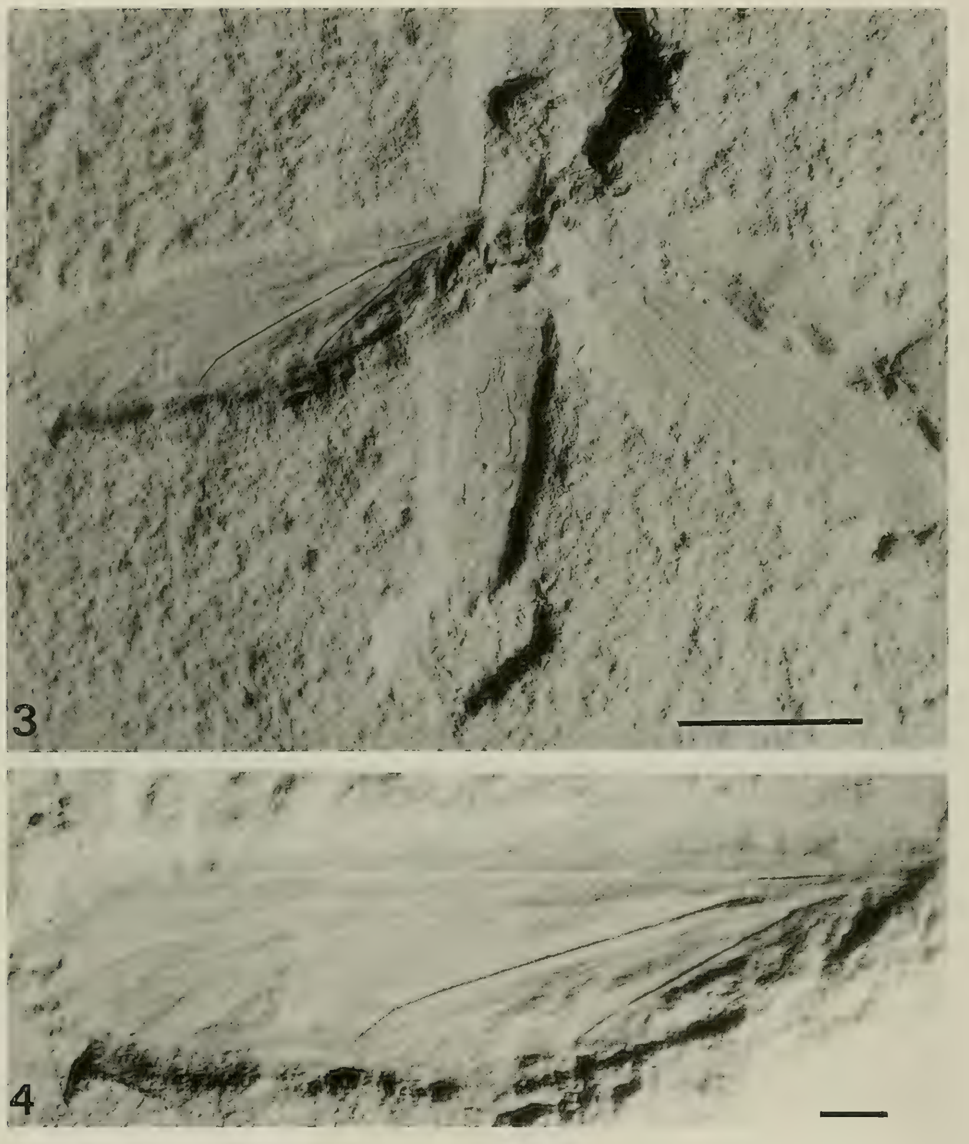
Diagnosis. – Sc terminating in C; distal part of d-cell widened, which is caused by extension of m-m; m-cu long and almost parallel to the wing margin.

Tipunia intermedia n. g. n. sp.

Figs. 3–8

Holotype: Complete female (SMNS 9633), housed in Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany.

Locus typicus: Solnhofen.

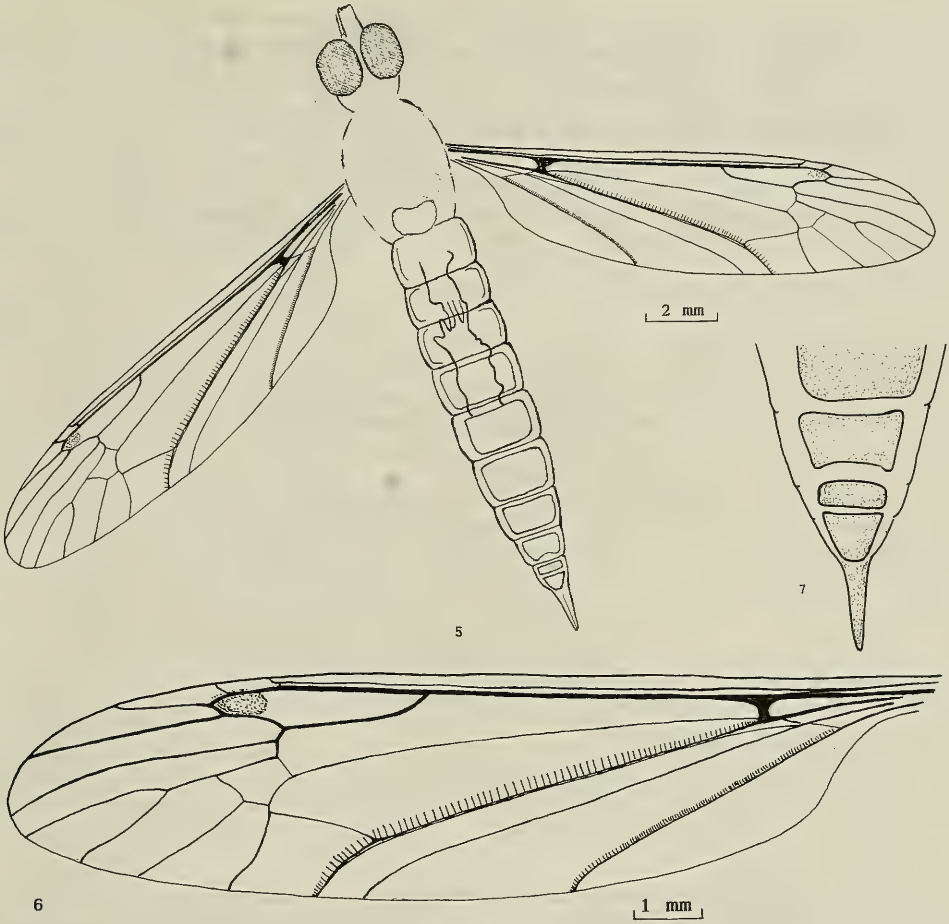


Figs. 3–4. *Tipunia intermedia* n. g. n. sp. (Limoniidae), holotype (SMNS 9633) from the Lower Tithonian Solnhofen Lithographic Limestone. – 3: General view, female; scale 5 mm. – 4: Left wing; scale 1 mm.

Stratum typicum: Upper Jurassic Lithographic Limestone, Lower Tithonian (Hybonotum Zone).

Derivatio nominis: After the intermediate position between Tipulidae and Limoniidae.

Diagnosis. – Crossvein sc-r at three times its length before the end of Sc. R_4 2.5 times as long as R_3. Crossvein m-m ca. $^1/_3$ longer than the section of M_3 within the d-cell.

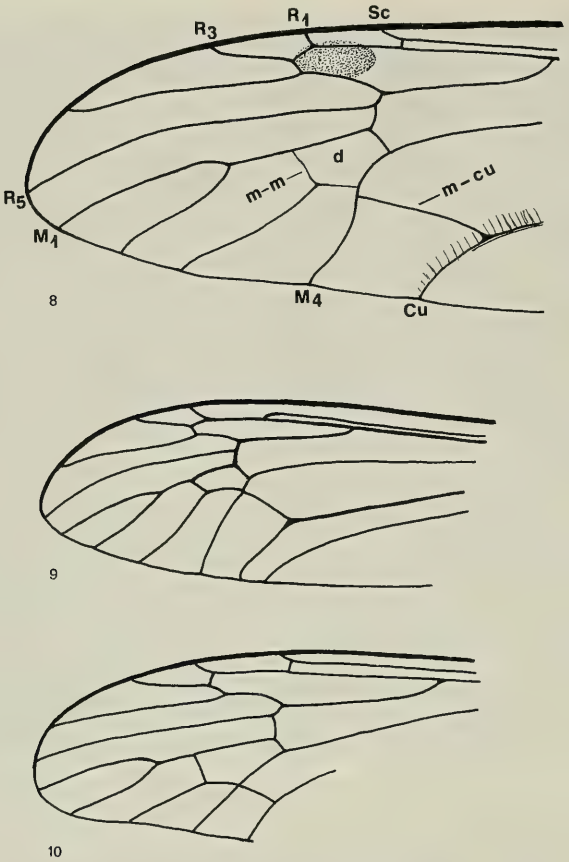


Figs. 5–7. *Tipunia intermedia* n. g. n. sp. (Limoniidae). – 5: General view. – 6: Wing venation. – 7: Ovipositor.

Description. – Body 18 mm long; head partially preserved, antennae and palpi invisible. Wings 13,2 mm long; Sc terminating in C opposite Rs-fork. Crossvein sc-r at three times its length before the end of Sc. R_1 ending close to R_{3+4}-fork. Crossvein r-r (R_2) short, almost parallel to costal wing margin. R_3 2.5 times as long as R_2. Distal part of d-cell conspicuously widened, which is caused by extension of the crossvein m-m. m-m ca. $^{1}/_{3}$ longer than the section of M_3 within d-cell. M_4 wavy. Crossvein m-cu extended, connecting M_4 and Cu, positioned almost parallel to the wing margin. cu-cell very broad, short. A_2 rather long, straight. Wing membrane along Cu wrinkled as in some larger Tipulidae and Limoniidae. Female terminalia: ovipositor short, visible in dorsal view.

3. Remarks on the systematic position of *Tipunia*

The new genus possesses features characteristic of both the Limoniidae (Sc terminating in the wing margin; R_3 relatively long – Fig. 9) and the Tipulidae (r-r almost parallel to costal wing margin; cu-cell very broad – Fig. 10).



Figs. 8–10. Venation of the distal part of the wings of Tipulomorpha. – 8: *Tipunia intermedia* n. sp. (Limoniidae). – 9: *Architipula fragmentosa* (BODE) (Limoniidae: Architipulinae). – 10: *Tipula (Lunatipula) lunata* L. (Tipulidae).

Unfortunately, features of the head (tip of the rostrum, palpi and antennae) are unidentifiable. Furthermore the position of the ovipositor does not allow a reconstruction of its shape in lateral view. In this situation the fact that Sc terminates in the costa remains as a character that inclines us to place this genus in the family Limoniidae. The position of m-cu is characteristic of the subfamily Architipulinae.

Very probably, *Architipula austeni*, a species described by JARZEMBOWSKI (1991) from the Lower Cretaceous Weald Clay (Great Britain) belongs to this genus as well. This can be concluded from the photo in JARZEMBOWSKI (1991, Fig. 13a) and the author's remark that „Sc is directed to the anterior margin". Beyond any doubt this species does not belong to *Architipula* HANDLIRSCH 1906.

Till now the oldest Limoniidae are known from the Upper Triassic (KRZEMINSKI 1992), and the Tipulidae from the beginning of the Upper Cretaceous (KRZEMINSKI 1992 a, b).

Acknowledgement

We thank Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, for the loan of the specimens, Prof. Dr. R. Willmann, Göttingen, for comments on the manuscript.

4. References

BEQUAERT, J. C. & CARPENTER, F. M. (1936): The Nemestrinidae of the Miocene of Florissant, Colorado, and their relations to the recent fauna. – Journal of Paleontology, **10**: 395–407, 7 figs.; Lawrence/Kansas.

FRICKHINGER, K. A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 356 S.; Korb (Goldschneck).

JARZEMBOWSKI, E. A. (1991): New insects from the Weald Clay of the Weald. – Proceedings Geological Association, **102/2**: 93–108, 18 figs.; London.

KALUGINA, N. S. (1989): Novye psikhodomorphnye dwukrylye nasekomye mezozoya Sibiri (Diptera: Eoptychopteridae, Ptychopteridae). – Paleontologičeskii Zhurnal **1989/1**: 65–77, 5 figs.; Moscow.

KALUGINA, N. S. & KOVALEV, V. G. (1985): Dvukrylye Jury Sibiri. – Nauka, 198 pp., 121 figs., 8 pls.; Moscow.

KRZEMINSKI, W. (1992): Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera Evolution. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, **65**: 39–59, 17 figs.; Zürich.

– (1992): *Tipula* (s. lato) *evae* n. sp. from Cretaceous (East Asia) – the oldest representative of the family Tipulidae (Diptera, Polyneura). – Acta zoologica cracoviensis, **35**/1: 43–44; Krakow. – [1992a]

– (1992): The oldest Polyneura and their importance to the phylogeny of the group. – Acta zoologica cracoviensis, **35**/1: 45–52, Krakow. – [1992b]

PONOMARENKO, A. G. (1985): Fossil insects from the Tithonian „Solnhofener Plattenkalke“ in the Museum of Natural History, Vienna. – Annalen des Naturhistorischen Museums Wien, **87** (A): 135–144; Wien.

USSATCHOV, D. A. (1968): Novye jurskie Asilomorpha (Diptera) fauny Karatau. – Entomologiceskoye Obozreniye, **47**: 617–628, 8 figs.; Moscow.

Authors adresses:

Dr. W. Krzeminski, Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, ul. Slawkowska 17, 31-016 Kraków, Poland.
Jörg Ansorge, Danziger Str. 32, D-18107 Rostock, Germany.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

37
1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 222	29 pp., 12 figs.	Stuttgart, 20. 3. 1995

Invasion and Extinction in the West Indian Ant Fauna revised: the Example of *Pheidole* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VIII: Myrmicinae, partim)

By Cesare Baroni Urbani, Basel

With 12 Figures

Summary

Pheidole primigenia n. sp. is described from Dominican amber. The new species is similar to another Dominican amber species: *Pheidole tethepa* Wilson. This latter species has been re-examined and re-described. The two Dominican *Pheidole* appear to be closely related to each other but show no clear relationships to any Neotropical members of the genus. Their nearest relatives are a few Recent species restricted to the Malayan, Australian and Oceanian regions. This is regarded as an evident new example for the presence of Old World elements in the Dominican amber fauna, a biogeographic aspect which cannot be neglected. A previously established biogeographic analysis of the West Indian ants in which this fact had been omitted (Wilson 1985, 1988) is re-examined and its conclusions are shown to be untenable: Old World ant genera present on Hispaniola show no evidence either of dispersal or of survival capacities greater than Neotropical ones.

The discussion benefits in part from new information on the Dominican amber ant fauna which, to date, is known to comprise the following genera:

Acanthognathus, Acanthostichus, Anochetus, Apterostigma, Aphaenogaster, Azteca, Brachymyrmex, Camponotus, Crematogaster, Cylindromyrmex, Cyphomyrmex, Dendromyrmex, Diplorhoptrum, Discothyrea, Dolichoderus, Erebomyrma, Eurhopalothrix, Gnamptogenys, Hypoponera, Ilemomyrmex, Leptomyrmex, Leptothorax, Linepithema, Myrmelachista, Neivamyrmex, new genus A near *Rogeria,* new genus B of Dolichoderinae, *Octostruma, Oxyidris, Pachycondyla, Paraponera, Pheidole, Platythyrea, Pogonomyrmex, Prenolepis, Prionopelta, Proceratium, Pseudomyrmex, Odontomachus, Solenopsis, Strumigenys, Tapinoma, Trachymyrmex, Wasmannia, Zacryptocerus.*

Zusammenfassung

Pheidole primigenia n. sp. wird aus dem Dominikanischen Bernstein beschrieben. Die neue Art ähnelt *Pheidole tethepa* Wilson, die ebenfalls aus dem Dominikanischen Bernstein bekannt ist, und hier ausführlich erörtert und beschrieben wird. Die beiden Dominikanischen *Pheidole*-Arten sind offenbar nahe miteinander verwandt, sie zeigen aber keine deutlichen Beziehungen zu neotropischen Arten dieser Gattung. Die engste Verwandtschaft besteht vielmehr zu einer kleinen Gruppe von Arten, die heute nur in der malayisch-australisch-ozeanischen Region vorkommt.

Das wird als weiteres wichtiges Beispiel für das Vorkommen altweltlicher Elemente in der Dominikanischen Bernsteinfauna betrachtet. Ihr Anteil ist zwar zahlenmäßig gering, sie sind aber doch biogeographisch bedeutsam.

Es wird ausführlich begründet, warum (z.T. im Licht der neuen Befunde) einige Schlußfolgerungen einer früheren biogeographischen Analyse der westindischen Ameisen (Wilson 1985, 1988) unhaltbar erscheinen: Altweltliche Ameisengattungen von Hispaniola zeigen keineswegs größere Ausbreitungskapazität (dispersal) oder größere Überlebensfähigkeit als neotropische.

Außerdem wird eine kritische Liste der bisher im Dominikanischen Bernstein sicher erkannten Ameisengattungen gegeben. Diese Gattungen sind die folgenden:

Acanthognathus, Acanthostichus, Anochetus, Apterostigma, Aphaenogaster, Azteca, Brachymyrmex, Camponotus, Crematogaster, Cylindromyrmex, Cyphomyrmex, Dendromyrmex, Diplorhoptrum, Discothyrea, Dolichoderus, Erebomyrma, Eurhopalothrix, Gnamptogenys, Hypoponera, Ilemomyrmex, Leptomyrmex, Leptothorax, Linepithema, Myrmelachista, Neivamyrmex, new genus A (ähnlich mit *Rogeria*), new genus B (Dolichoderinae), *Octostruma, Oxyidris, Pachycondyla, Paraponera, Pheidole, Platythyrea, Pogonomyrmex, Prenolepis, Prionopelta, Proceratium, Pseudomyrmex, Odontomachus, Solenopsis, Strumigenys, Tapinoma, Trachymyrmex, Wasmannia, Zacryptocerus.*

1. Introduction

One of the purposes of the present paper is to illustrate another case of low evolutionary speed among the Formicidae drawn from the ant genus *Pheidole.* The new fossil species to be described below brings, in addition to affinities with contemporary ones, new evidence for a numerically small but historically important component of the Dominican amber fauna: the presence of Recent Old World affinities. This is a poorly known but unequivocal character of this fauna and it will be discussed at some length in this paper.

The genus *Pheidole* presently contains several hundred species in the tropics and temperate regions of the world but it is very rare in the fossil record. The fact had been already noted by Brown (1973) who supposed that this genus should have been absent or very rare in the northern hemisphere until the Middle Miocene and that its present great species diversity should have been attained after that time.

1.1. Previous historic, subfossil, and fossil records of *Pheidole*

The known fossil and subfossil records for the genus are the following:

Carpenter (1930) described a species, *Pheidole tertiaria,* based on two winged gynes from the Florissant shale of Colorado (Miocene), and Brown (1973) reported the presence of minor workers in Mexican amber probably referable to this genus but without describing them. MacKay & Elias (1992) found abundant remains of *Pheidole* spp. in packrat (*Neotoma*) middens of the Chihuahuan desert ranging in age from > 43,000 to 150 years BP: the sole fully recognizable species, *P. subdentata,* is still frequent in neighbouring areas of the Chihuahuan province. There are, in addition, mentions of other Recent species of *Pheidole* in copal from Zanzibar (Wheeler, 1910) and from Celebes (Viehmeyer, 1913).

Copal may be reliably dated by the ^{14}C radiocarbon method. There are some age determinations revealing that copal of usual, typical appearance may be very young, only decades or centuries old: 20 to 50 years for East African copal pieces (Burleigh & Whalley, 1983), less than 250 years for a Colombian copal sample, and younger than 280 years for a Dominican Republic (near Cotui) copal piece (Schlee, 1984: 35). This means that copal inclusions are too young to be called fossils and even subfossils: they are simply Recent species from historical times. The same is true for most of the above mentioned Chihuahua desert material since its origin is from the younger end of the time scale mentioned above.

The first record of *Pheidole* from Dominican amber dates from SCHLEE (1980, plate 21). The ant in this picture is not formally identified, although the superb preservation conditions of the specimen and the quality of the picture leave few doubts as to its most probable generic assignment.

WILSON (1985 a) published, under the name *Pheidole tethepa,* the first formal description of a very similar Dominican amber species based on three poorly preserved specimens.

I have studied four better preserved specimens belonging to one or two new Dominican amber species different from, but very close to, *Pheidole tethepa.* These specimens permitted the recognition of characters not properly visible in the *tethepa* type material and, in this paper, I shall describe them and attempt an interpretation of their taxonomic and biogeographic significance.

1.2. Available explanations of the origin of West Indian biotas drawn from the amber fauna

The species described in the present study show obvious Old World affinities, a character conflicting sharply with biogeographic inferences published in a very elegant and original paper on the origin of the West Indian ant fauna (WILSON, 1985 c). In fact, several doubts about the conclusions reached in that analysis have existed ever since its publication. These will be documented in detail in chapter 5 of the present paper; among the most significant ones, here, it may be sufficient to mention that the main conclusions of WILSON (l. c.), i. e. important immigration and insignificant extinction in the West Indian ant fauna since amber times, are the result of erroneous and incomplete data analysed by an inappropriate statistics used to draw conclusions logically extraneous to the initial formulation of the problem (see later, chapter 5). Professor Wilson, during a visit to Basle in 1986, first suggested we publish a joint correction of these points but later considered his recognition of the existence of the Dominican *Leptomyrmex* (published by BARONI URBANI, 1980 and omitted from WILSON's 1985 c analysis) as being sufficient (BARONI URBANI & WILSON, 1987). Recognition of the presence of the Australian genus *Leptomyrmex* in Dominican amber, however, represents only a partial correction of the data from which Professor Wilson drew his conclusions but not of the conclusions themselves. My offer of a second joint manuscript containing most of the corrections appearing now in this paper was first accepted, then delayed for several months and finally declined.

Professor Wilson's later refusal of a joint correction (proposed by him in 1986) was motivated by his understanding (September 1987) that such a correction conflicted with his former analysis and with a forthcoming chapter in a book. Conflict between the two is unavoidable since this book chapter (WILSON, 1988) proposes again the 1985 conclusions without change. Later on, a further establishment of these conclusions had been secured by a recent book dedicated to "the next generation of myrmecologists" (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), where no reference to other papers is made, while dealing with the Dominican amber ant fauna (pages 9–21 and 23–25), apart from those by WILSON himself. Unfortunately the erroneous conclu-

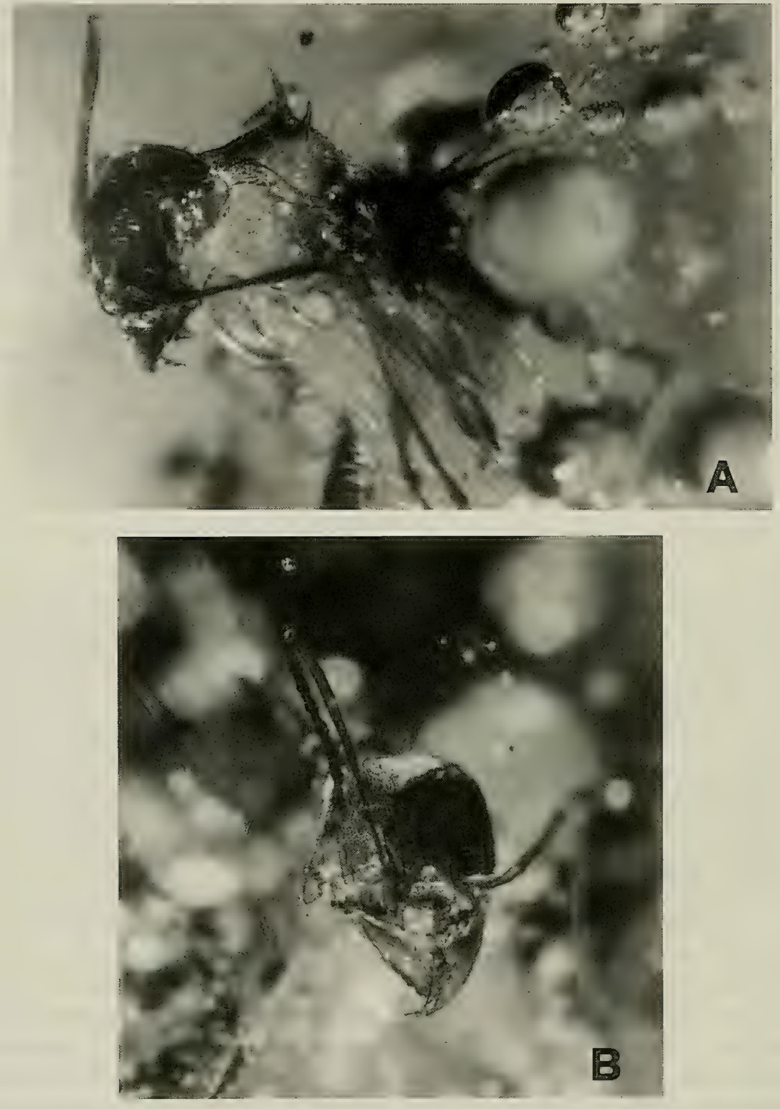


Fig. 1. Specimen Do-3708-a. — A: lateral view. B: dorsal view of the head.

sions in these publications, having a broad biogeographic significance, are referred to without criticism by others.

For these reasons I feel obliged to caution biogeographers against the fallacies implicit in what otherwise, due to the apparent elegance of its reasoning, might eventually become a piece of standard knowledge.

2. Material and methods

Among the material presently available to me, I have been able to examine thirteen samples of Dominican and Mexican amber containing *Pheidole.* All these specimens

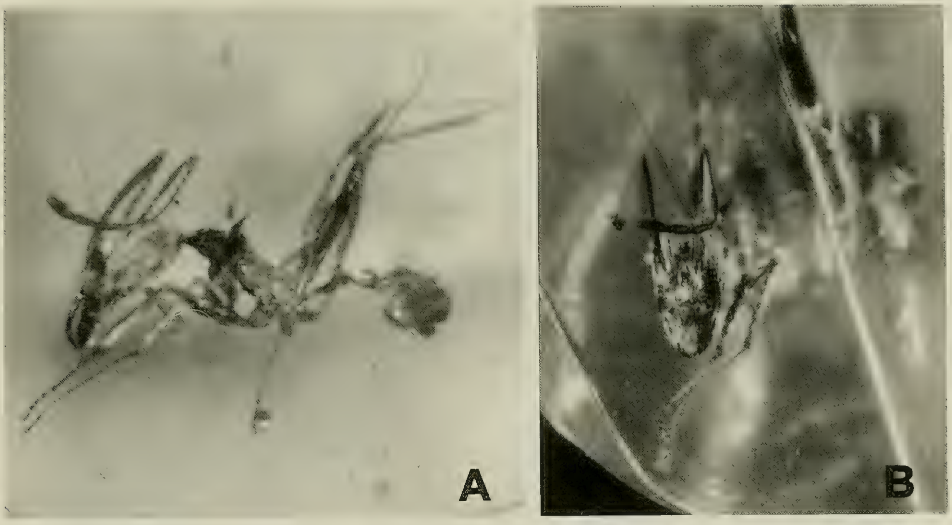


Fig. 2. Specimen Do-4440. — A: lateral view. B: dorsal view of the head.

show a "usual" *Pheidole* habitus and are likely to belong to species groups already known from the Neotropical fauna. Professor Wilson is currently revising the Neotropical members of this genus and is planning to describe them. He is of course in the best position to judge their taxonomic status and I shall leave him the difficult task of establishing the most probable relationships of these species. The ants dealt with in this paper exhibit obviously non-Neotropical affinities and, for this reason, they will be discussed separately by me. Four amber samples, all belonging to the collection of the Stuttgart Museum of Natural History (Department of Phylogenetic Research), contained ant specimens relevant in this context. They can be briefly described as follows:

Do-3708. – A large, light Dominican amber piece containing a homopteron, a micro-hymenopteron, three fragments of flowers and two ants. The preservation conditions of the first ant (Do-3708-a, Fig. 1) are good, though its observation is rendered difficult by the presence of numerous air bubbles. The specimen Do-3708-b is represented by a head without antennae articulated to a prothorax without legs belonging to the same species as the Do-3708-a but embedded in a dark-coloured amber layer and further shaded by a diagonal fissure. I shall comment the presence of this fragmentary specimen only here since I have been unable to take any measurement on it, or to use it further in the species description.

Do-4440. – A small, yellow Dominican amber sample containing only one ant (Fig. 2) and insect excrement. The ant is intact and well visible due to the reduced number of amber impurities. Because of the body position of the specimen, its study results relatively easy.

Do-4434. – Another small, originally oval, very clear Dominican amber sample containing only an ant (Fig. 3), a psocid, and pollen grains. Three air bubbles (one on the left antennal club, one on the left gena and one on the right side of the propodeum) prevent a complete view from all sides. Nonetheless the head is clearly visible

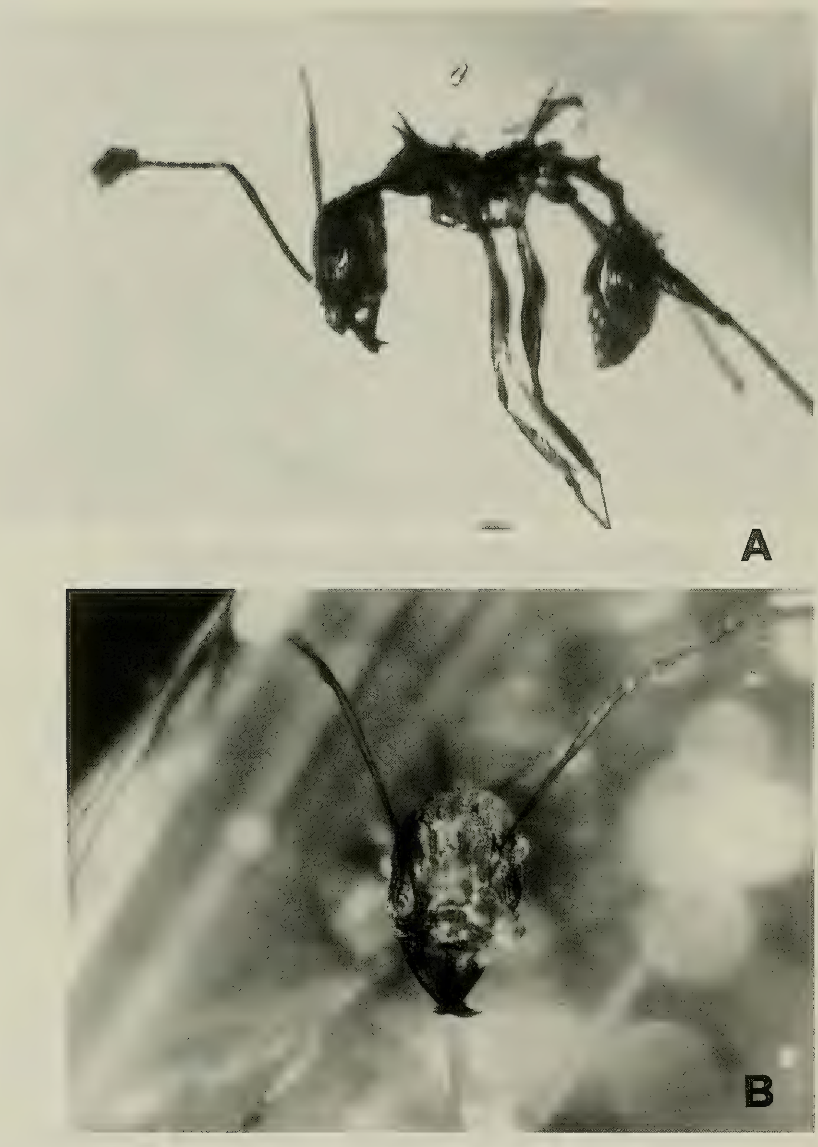


Fig. 3. Specimen Do-4434. — A: lateral view. B: dorsal view of the head.

in dorsal and right lateral view and the rest of the body can be examined in detail from the left side.

Do-1645-K. – A dark yellow amber piece with green reflexes. It contains several leave and vegetable fragments, a chalcidid wasp, and an ant (Fig. 4). The ant is complete and in good shape. Only part of the left profile is covered by an air bubble. This is the specimen already depicted in a colour plate by SCHLEE (1980, plate 21). The head in dorsal view reveals some remarkable distortion particularly evident in the asymmetric position of the eyes (see Fig. 4 B). This distortion may not be due to dif-

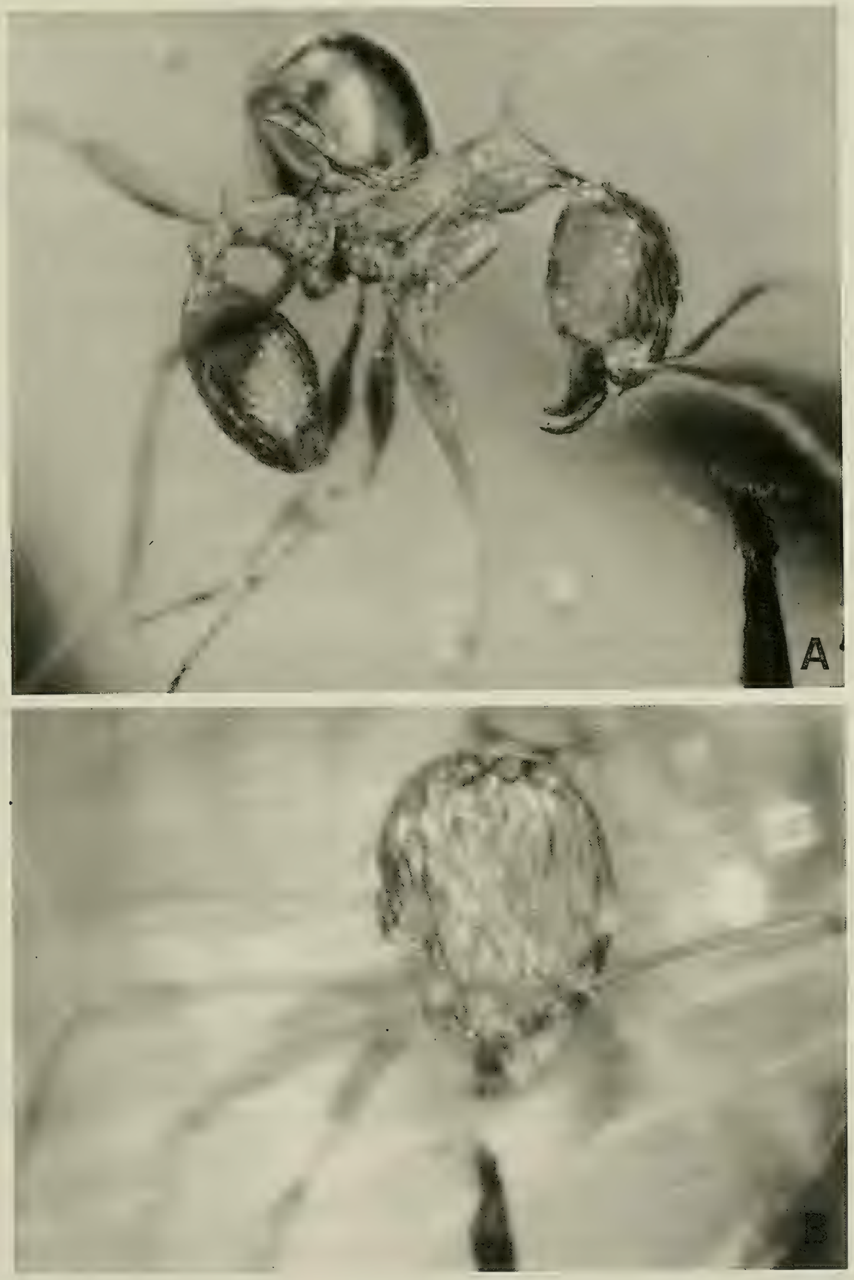


Fig. 4. Specimen Do-1645-K. – A: lateral view. B: dorsal view of the head. The asymmetry in the position of the eyes visible in B persists after immersion in sucrose solution.

ferences in diffraction of the amber surrounding the specimen since it remains unaltered after immersion of the amber sample in 66% sucrose solution.

Most parts of these ants are well preserved. Hence their morphology may be considered as reliable except for the antennal scapes. These appear to be laterally compressed in the specimens Do-3708, Do-4434 and Do-4440; the specimen Do-3738-a shows a lateral compression of the left funiculus, too. For this reason the scapes which appeared very thin in dorsal view and too broad in lateral view, in figure 5 (based on specimen Do-4440), have been drawn with a round section as usual for minor workers of Pheidolini and as visible in the amber specimen Do-1645-K. The most probable diameter of the round section at different distances from the articulation with the head has been calculated as the average of the minimum and the maximum width measured at the same distance from the cephalic articulation.

Although this is not suggested by asymmetric deformations of the head of the specimen Do-3708, Do-4440 and Do-3738-a, it is likely that the broad range of head lengths I measured (see later the HL values under the species description and the relative figures) may be equally attributable to some pressure exerted on (some of) the specimens. No other body parts of these ants from the Stuttgart collection differ among the specimens or from plausibly related contemporary ants in a way which might suggest that the morphology described in this paper may have been modified by pressure, heat, or other unknown factors.

Dlussky (1986) proposes a method, based on transformation grids, to reconstruct the original shape of deformed specimens in amber. This method has been used also in preparing an illustration for this paper (Fig. 5) but it can account reasonably well only for deformations affecting the symmetry.

In addition to this material I have been able to re-examine the Dominican amber sample from the mine La Toca containing the holotype and paratype of *Pheidole tethepa* Wilson and deposited in the Museum of Comparative Zoology in Cambridge, Massachusetts. This has been partly cut and polished again in order to improve examination of the specimens. The holotype appears distorted as shown in the original figure of Wilson (1985 a, Fig. 4). The head of the paratype specimen is badly damaged and the body is partly covered by air bubbles and amber impurities, although the trunk appears in much better shape than in the holotype and is probably not or only very little deformed. Unfortunately, the position of the specimen does not permit cutting away of the amber inclusions and re-polishing without severe damage to the appendages.

All the amber specimens have been observed, measured and drawn in 66% sucrose solution. All photographs, except Fig. 4 B, have been equally taken in sucrose solution. The ant drawings are a product of the talent and the patience of Armin Coray.

The statistical treatment of the data has been performed using the SAS/STAT package (1989) and the program 4F of the BMDP package, Release 7 (Dixon, 1992).

3. Description of new Dominican amber *Pheidole*

Three specimens from the Stuttgart Museum appear to represent a new species of *Pheidole* which I regard as distinct from but very close to *Pheidole tethepa* Wilson. Its description and diagnostic characters will be given below. The specimen Do-3708-a differs greatly from the other two in the shape of the head, and it is much more similar to *Pheidole tethepa* Wilson in this regard, but the remaining morphology and particularly the pronotal spines exclude its attribution to the latter species. Given the great amount of (probably artifact) variability in the cephalic proportions of all the specimens examined in this paper, the description of this ant as a separate species on the base of this sole character would be meaningless.

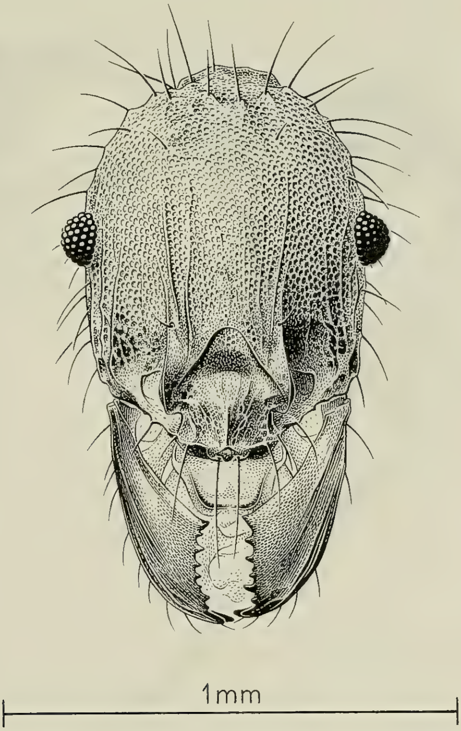


Fig. 5. *Pheidole primigenia* n. sp., minor worker, holotype (Do-4440). Head in dorsal view, very slightly interpreted as described in the methods chapter in order to render it symmetric; antennae artificially omitted. Drawing by ARMIN CORAY.

Pheidole primigenia n. sp.

Fig. 1–3, 5–7

Holotype: Minor worker in Dominican amber, preserved in the amber collection of the State Museum of Natural History, Stuttgart (Department of Phylogenetic Research), No. Do-4440.

Paratypes: Two minor workers in Dominican amber, preserved in the same collection as the holotype with the numbers Do-4434 and Do-3708-a.

Derivatio nominis: from the Latin *primigenius* (= primitive, ancestral, first of its kind).

Diagnosis. – A Dominican amber *Pheidole* characterized by very long pronotal spines, unknown in all extant Neotropical species, and much longer than those of the sole previously known Dominican fossil (*Ph. tethepa* WILSON).

Description (minor worker, measurements in mm).

Total length (mandibles included) 2.88–3.56 (holotype 3.54); head length (without mandibles) (HL) 0.64–0.80 (holotype 0.80, paratype Do-4434 0.76); head width (HW) 0.60–0.64 (holotype 0.60); scape length (SL) 0.92–1.12 (holotype 1.12); mandible length (ML) 0.36–0.48 (holotype 0.48); trunk length 1.04–1.08 (holotype 1.08); length of the pronotal spines 0.23–0.24 (holotype 0.24); length of the propodeal spines 0.36; petiole length 0.20–0.36 (holotype 0.36); postpetiole length 0.20–0.24 (holotype 0.24); Cephalic Index (CI = 100 x HW/HL) 75.0–100.0 (holotype 75.0); Scape Index (SI = 100 x SL/HW) 143.7–186.7 (holotype 186.7); Mandibular Index (MI = 100 x ML/HL) 47.4–60.0 (holotype 60.0).

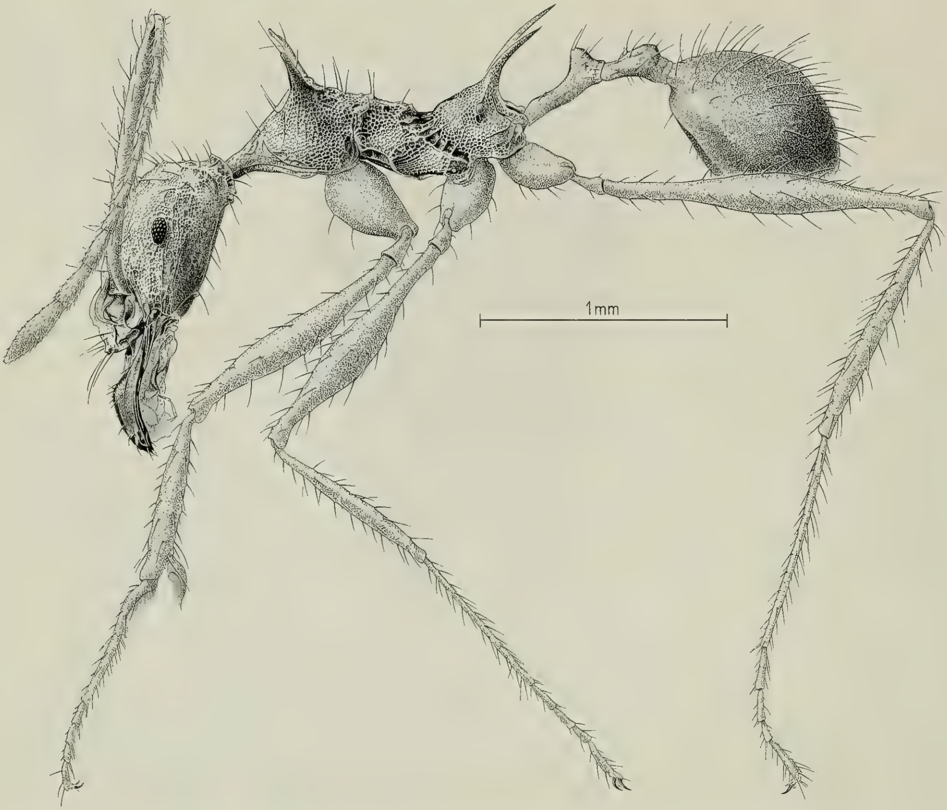


Fig. 6. *Pheidole primigenia* n. sp., minor worker, holotype (Do-4440), slightly oblique lateral view. Posterior part of the trunk (partly covered in the holotype), anterior tibia and basitarsus, posterior coxa and last tarsomere completed from the paratype Do-4434. Body posture adjusted to enable maximum vision. Drawing by ARMIN CORAY.

Head moderately elongate, with weakly convex sides and posterior border; anterior clypeal border slightly prominent in the middle and straight; frontal carinae trespassing the anterior border of the eyes backwards; postoccipital area bearing a short "neck" with rounded sides in profile; eyes considerably bulging and behind the median longitudinal line of the cephalic capsule; mandibles of the usual shape for minor workers of *Pheidole*, armed with 7–8 larger and 2–3 minute denticles; palpal formula 2,2 with the apical maxillary joint bearing a pair of long, parallel setae which, in amber, may appear as an additional joint; antennae with elongated scape and three-jointed terminal club.

Trunk, dorsally, very thin and elongate forming a pronounced "neck" anteriorly; the two wider points of the trunk, separate by a marked narrowing of the interpleural distance, are the caudal parts of the pronotum and of the propodeum which bear each a pair of long, divergent spines; the pronotal spines, in profile, arise at the top of a marked pronotal declivity and are bent slightly forwards; dorsal profile between the two pairs of spines in the form of a saddle; its maximum depth corres-

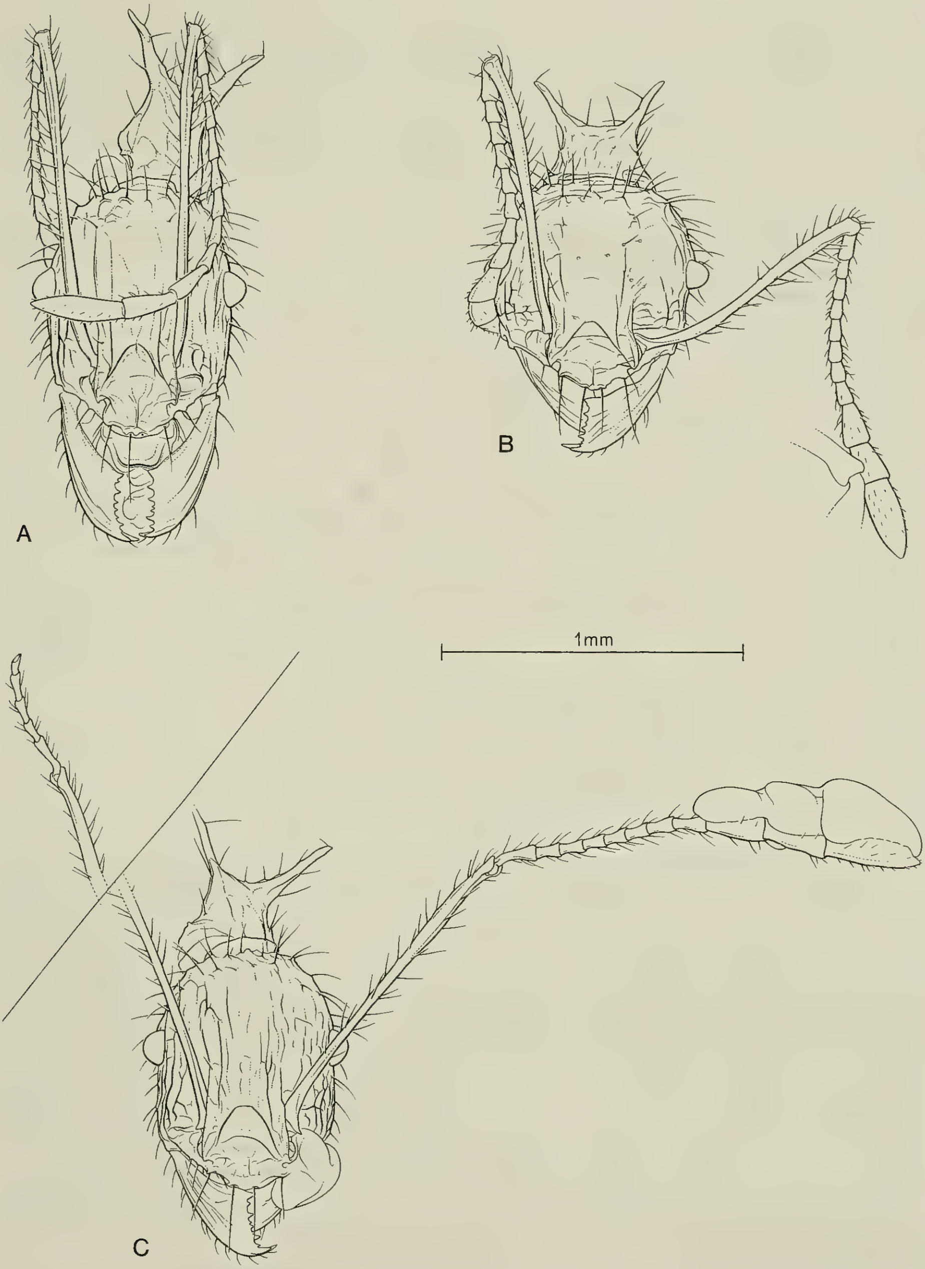


Fig. 7. *Pheidole primigenia* n. sp., minor worker, variability in cephalic morphology probably due to deformation in amber. Only the stronger integument sculpture has been drawn. The minute reticulate punctuation superimposed to the striation and visible in Fig. 5 has been artificially omitted from this figure. A) holotype; B) paratype Do-3708-a; C) paratype Do-4434. Drawings by ARMIN CORAY.

ponds to the propodeal suture; the latter deeply impressed and visible on the pleura; basal and declivitous faces of the propodeum at right angle; propodeal spines much longer than the pronotal spines and directed backwards almost on the same plane as the basal face of the propodeum; petiole elongate, with nearly parallel sides in dorsal view, the node also reduced but angular in profile; postpetiole oval in dorsal view and with a very low, obtuse node in profile. Gaster oval, neither truncated nor broadened anteriorly.

Legs long and slender with slightly broadened femora. A broad, superficial punctate microsculpture is widespread on most head and trunk surfaces but is missing from the gaster and from the appendages which are smooth and shiny; pronotal and propodeal spines also without punctuate sculpture; petiole and postpetiole not entirely smooth but with very reduced punctation. The minute, punctate sculpture of the head and of the trunk is superimposed on a weak, much broader and superficial reticulation. Long, pointed, suberect hairs are frequent on most body surfaces, more frequent on the cephalic capsule and on the gaster; four long hairs on the anterior border of the clypeus. Colour uniformly brown with slightly lighter appendages.

I considered all specimens available for the present study representing the minor worker caste. An explanation for the differences observed in the head measurements might be that the specimens belong to different subcastes as characteristic for contemporary *Pheidole* species. However, this interpretation is rendered less probable by the lack of significant allometric differences in other body parts of the specimens concerned.

Pheidole sp. ? (prope *primigenia*)

Schlee, 1980: 38, pl. 21

Fig. 4

The belonging of the specimen Do-1645-K to *P. primigenia* is probable but uncertain. This ambiguity is particularly unfortunate since the specimen appears to be much better preserved and better observable than the others described in this paper. Its habitus recapitulates most major features already described for *P. primigenia* from which it differs markedly for the longitudinal striation of the head and (less) of the trunk as visible in Fig. 4. I would be inclined to explain most differences detectable in the cephalic sculpture by means of the better preservation conditions of this specimen as compared with those of the *primigenia* type material. If these sculptural differences could be confirmed by examination of additional material, they would be sufficient to describe a separate species by neontological criteria. One should not forget, however, the possibility that all the specimens described above may belong to a single species and may be separate from each other by some million years age.

The measurements of this critical specimen are as follows:

Total length (mandibles included) 3.32; head length (without mandibles) 0.76; head width 0.60; scape length 0.92; mandible length 0.40; trunk length 1.0; length of the pronotal spines 0.24 ; length of the propodeal spines 0.32; petiole length 0.36; postpetiole length 0.20; Cephalic Index 83.33; Scape Index 153.33; Mandibular Index 52.6.

The recognition of the specimen Do-1645-K, even if it is not formally named in this paper, plays an important role in our understanding of the frequency and of the diversity of this group of *Pheidole* in the Dominican amber fauna. To the best of our knowledge, no related species survive in the contemporary Neotropical fauna.

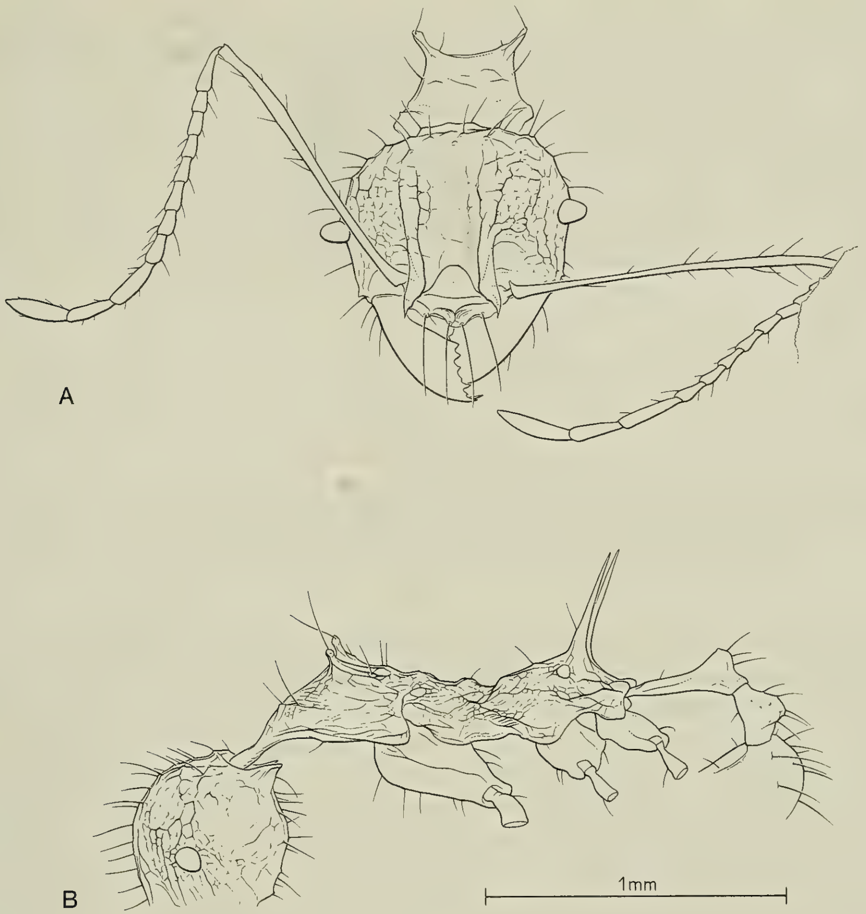


Fig. 8. *Pheidole tethepa* WILSON. Holotype minor worker. A) Head in dorsal view; B) Posterior part of the head, trunk and abdominal peduncle in slightly oblique lateral view. Only the best visible, stronger integument striation has been drawn. The minute reticulate punctuation superimposed to the striation and similar to the one of *P. primigenia* has been artificially omitted from the figure. Drawing by ARMIN CORAY.

4. The systematic position of *Pheidole primigenia* n. sp.

As precise a comparison as possible between the two Dominican fossils *Pheidole tethepa* and *primigenia* is essential for the conclusions to be drawn from the findings presented in this paper. I have been able to re-examine the *tethepa* holotype and paratype. By re-polishing the unique amber piece in which both specimens are embedded and by observing it in the sucrose solution many more details become visible, but some points of doubt remain, particularly because of the remarkable distortions of these ants. In the case of both *Ph. tethepa* specimens, one gets the impression that the main source of deformation should have been a compression of the head along its longitudinal axis. If a sagittal shortening actually affected the specimens in question, its effects on the relative proportions of different parts of the

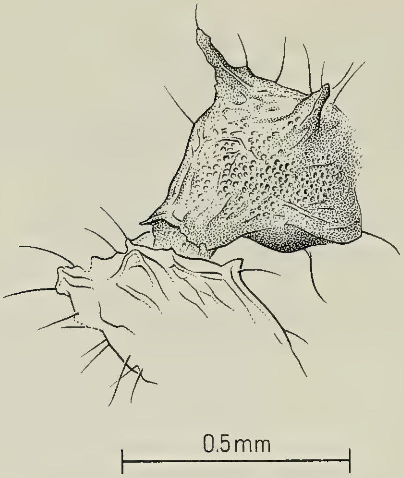


Fig. 9. *Pheidole tethepa* WILSON. Paratype minor worker. Partially oblique view of the prothorax and part of the deformed head showing the prothoracic spines, the microsculpture, and the gular spine. Drawing by ARMIN CORAY.

cephalic capsule and on potentially significant characters like the clypeal morphology and the frontal carinae raised upwards and projecting over the clypeus cannot be determined in a reliable way.

For the purpose of the comparison between *Pheidole primigenia* and *tethepa* the drawings of the latter species given here in Figs. 8–9 should account for most of the significant characters. The integumental sculpture of *tethepa* has not been completely represented in the figures because it is not properly visible in the original specimens. A minute punctation very similar to the one described and drawn for *primigenia* is present at least on parts of the integument of the *tethepa* holotype but, due to the difficulties in observation, only the sculpture visible on the prothoracic region of the paratype has been reproduced in Fig. 9. A slightly different appreciation of the broader reticulation superimposed to the microsculpture of both species may equally result from their different preservation conditions. My subjective guess is that the integumental structure of the two species is at least very similar. The following measurements (in mm) and indices may complete the redescription of *tethepa* (H = holotype, P = paratype):

Total length (mandibles included) 3.2 (P)–3.24 (H); head length (without mandibles) 0.64 (H); head width 0.72 (H); scape length 0.96 (H and P); mandible length 0.40 (H); trunk length 1.00 (P)–1.20 (H); length of the pronotal spines 0.12 (H); length of the propodeal spines 0.36 (P)–0.40 (H); petiole length 0.32 (H and P); postpetiole length 0.24 (H and P); Cephalic Index 112.5 (H); Scape Index 133.3 (H); Mandibular Index 62.5 (H).

Comparing the descriptions and the figures of the two species it appears that *Pheidole primigenia* differs from *tethepa* essentially in the length of the pronotal spines (twice as long in the former as in the latter). Another character potentially of great importance is the presence of two large gular spines visible in both *tethepa* specimens (Fig. 8, 9) and absent or very rounded in *primigenia.* Since the head of the *tethepa* type material has been deformed to a great extent I prefer to be cautious about the value of this difference which, if confirmed, would separate the two species by a different order of magnitude. For the same reasons (probable artifacts due to the sagittal compression of the head) I would not attribute much value to the perpendicular frontal laminae of *tethepa.* Due to the close similarity of the two species in many details, I consider the cephalic morphology of the better preserved and better observable *primigenia* to be actually shared by the two species in spite of some doubts and contrasts appearing in the drawings. The eyes of *primigenia* are remarkably protruding from the sides of the head, though to a lesser extent than in *tethepa,* but they are asymmetrically deformed in the latter species and I am inclined to attribute at least part of their conical appearance in *tethepa* to the same sagittal compression of the head already mentioned. The specific distinction but close relationships between *Pheidole primigenia* and *tethepa,* hence, can be regarded as reasonably reliable.

WILSON (1985 a) described *tethepa* in *Pheidole* as a tentative generic assignment; he suspected that it might be invalidated by the presence of exophthalmic eyes and proportionately large mandibles. The ocular morphology has already been discussed above. In addition to probable deformations in amber (demonstrated by the asymmetric appearance of *tethepa*) the eyes of *primigenia* do not differ in a significant way from those of some members of the Malayan-Notogean subgenus *Pheidolacanthinus* (see Fig. 10, 11) where they are also more protruding than in other species of *Pheidole.* The Mandibular Index is 47–60 in *primigenia* and 62 in *tethepa,* much higher than in most *Pheidole* species where the MI is around 35–40, but – in a non-random sample of species measured for this study – it appears to be 54 (i. e. within the range of *primigenia*) for the Indomalayan *Pheidole dugasi* FOREL. Hence, the placement of both species, *tethepa* and *primigenia,* in *Pheidole* appears to be the sole possible solution.

In revising the Indomalayan genus *Acanthomyrmex,* MOFFETT (1986) suggested that *Pheidole tethepa* may represent the sister taxon of that genus. This hypothesis is based on similarities in the cephalic morphology between *Acanthomyrmex* and the *tethepa* holotype; I have already shown that these characters are with great probability due to strong deformation of the latter. They can only be interpreted as artifacts if the close relationship between *primigenia* and *tethepa* is to be maintained.

Within the genus *Pheidole,* the presence of pronotal spines in both species discussed here immediately calls to mind the Australian-Malayan subgenus *Pheidolacanthinus.* This had already been noted by WILSON (1985 a) who referred correctly to the striking differences between *tethepa* and all Neotropical *Pheidole* and the similarity of thoracic structures between *tethepa* and *Pheidolacanthinus.* However, he concluded that "the pronotal spines were almost certainly derived independently from the Old World *P. quadrispina* group“ (lapsus calami for *Pheidole quadrispinosa* (SMITH) from New Guinea).

The subgenus *Pheidolacanthinus* itself is a taxon of unclear significance. EMERY (1922) suggested that it should represent an artificial set of species grouped together on the base of a simple adaptational character (the presence of pronotal spines). He justified his point of view by stressing the great morphological differences between some members of this subgenus and by suggesting a similarity between two Malayan *Pheidolacanthinus* (*lokitae* and *quadrensis*) and the Indian *Pheidole* (s. str.) *sulcaticeps* greater than the one existing between the former two Malayan species and other members of the subgenus *Pheidolacanthinus.* Similar apparent affinities can be supposed between *P. (Pheidolacanthinus) sexspinosa* and *singularis* and the Australian *P.* (s. str.) *variabilis* MAYR.

The adaptational hypothesis to explain the presence of pronotal spines is more than plausible, but the supposed phylogenetic relatedness between *lokitae* and *quadrensis* and *sulcaticeps* and the one between *sexspinosa, singularis* and *variabilis* are not certain.

The following two arguments can be considered in favour of the homoplastic origin of the pronotal spines:

1. Pronotal spines are known only for the subgenus *Pheidolacanthinus* but other species of *Pheidole* (e. g. *P. sulcaticeps* from India and *P. variabilis* from Australia) possess humeral angles more or less toothed. As a matter of fact, to EMERY's examples of similarity in pronotal structure one should add at least *Pheidole caldwelli* MANN from Viti Levu.

EMERY's argument, however, is not conclusive in this context. The hypothetical demonstration, for example, of a relationship between *P.* (s. str.) *sulcaticeps* and *P. (Pheidolacanthinus) quadrensis* greater than the one between the latter species and *P. (Pheidolacanthinus) cervicornis,* would imply the synonymy of the two subgenera *Pheidole* s. str. and *Pheidolacanthinus* as they are currently defined (and this was EMERY's aim), but this will not automatically indicate that all these species (i. e. including *sulcaticeps*) belong to different clades. More or less angulate pronotal spines are known from a much wider array of species in *Pheidole.* Such a structure is present also in a major worker of an undescribed *Pheidole* species from Mexican amber sent to Professor WILSON for study.

2. One Australian species, *P. (Pheidolacanthinus) mjoebergi* FOREL, shows pronotal spines only in the major workers and not in the minor ones (FOREL, 1915) and another (*Pheidole aristotelis* FOREL from Sarawak) has pronotal spines in the minor workers only while the major ones have a weakly angulate pronotum.

The uneven caste distribution of this character and the undoubted great morphological differences among some *Pheidolacanthinus* species may be explained by the antiquity of their differentiation. The solution to this problem would be possible only by means of a phylogenetic analysis of the whole genus *Pheidole,* a task far beyond the scope of this paper. One should remember, in addition, that there are other non-related *Pheidole* species with mesonotal instead of pronotal spines (e. g. *P. annemariae* FOREL from Madagascar) but I don't think that the presence of the former morphology can be seriously used to demonstrate the polyphyly of the latter. None of these arguments appears to be completely cogent.

On the other hand, there are two arguments which can be interpreted as favouring the monophyly hypothesis:

1. The pronotal spines are a rare character in ants and unique for *Pheidolacanthinus* among the plethora of *Pheidole* species.

2. All the 25 extant species sharing this trait have a circumscribed geographical distribution (Fig. 12). Even *P. sulcaticeps, P. variabilis,* and *P. caldwelli* hypothetically linking some *Pheidolacanthinus* to other *Pheidole* clades are restricted to neighbouring areas in the Indomalayan and Notogean regions.

If, on the one hand, it is conceivable that the pronotal spines may have been selected more than once in a convergent way, it is less persuasive that this character originated more than once or survived more than once within the same geographic area only.

Whatever the most probable phylogeny (and hence the taxonomic status) of the "subgenus *Pheidolacanthinus*" could be, from a purely morphological point of view,

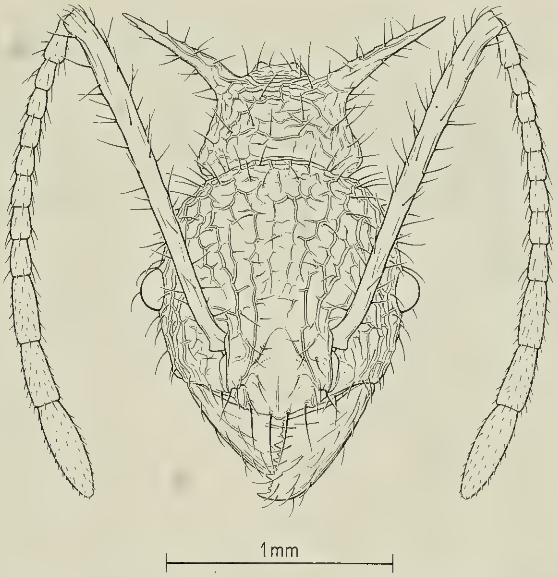


Fig. 10. *Pheidole lokitae* FOREL. Syntype minor worker from Sumatra. Head in dorsal view; integument microsculpture artificially omitted. Drawing by ARMIN CORAY.

I am unable to see sufficiently relevant differences among its species to justify their attribution to different, recognized or recognizable non-related clades.

Since no sure indications for polyphyly are available at the present state of knowledge, the monophyly hypothesis should still be preferred in terms of parsimony.

The same reasoning can be extended from the contemporary members of *Pheidolacanthinus* to the Dominican fossils *Pheidole primigenia* and *tethepa* (see the figures 6 and 11): assuming their monophyly is still much simpler and convincing than assuming a non character-supported homoplastic origin of the pronotal spines. On the contrary, a relationship between the Dominican fossils and some contemporary species is additionally suggested by the eyes, protruding from the sides of the head more than in other *Pheidole.* I consider the Malayan and Sumatran contemporary *Pheidole lokitae* represented here in Figs. 10 and 11 as the most closely related species to both fossils, *primigenia* and *tethepa.*

I believe, in addition, that many of the arguments about the true or presumed polyphyly of the subgenus *Pheidolacanthinus* are irrelevant to the relationships between the Dominican fossils and the extant Old World species. The ambiguity stems from an incorrect way of posing the problem. I have already said that since there is no known character supporting the hypothesis of an independent origin for the pronotal spines in the amber fossils and in some of the Old World species mentioned above, then regarding this character as homologous appears to be the easiest solution. The correct question to be posed is whether this character is shared among the taxa discussed in this paper by symplesiomorphy or by synapomorphy. This cannot be decided in a satisfactory way on the currently available information; the acceptance of the one or of the other alternative is destined to affect the retention or the rejection of *Pheidolacanthinus* as a valid subgenus. I shall show in the next chapter

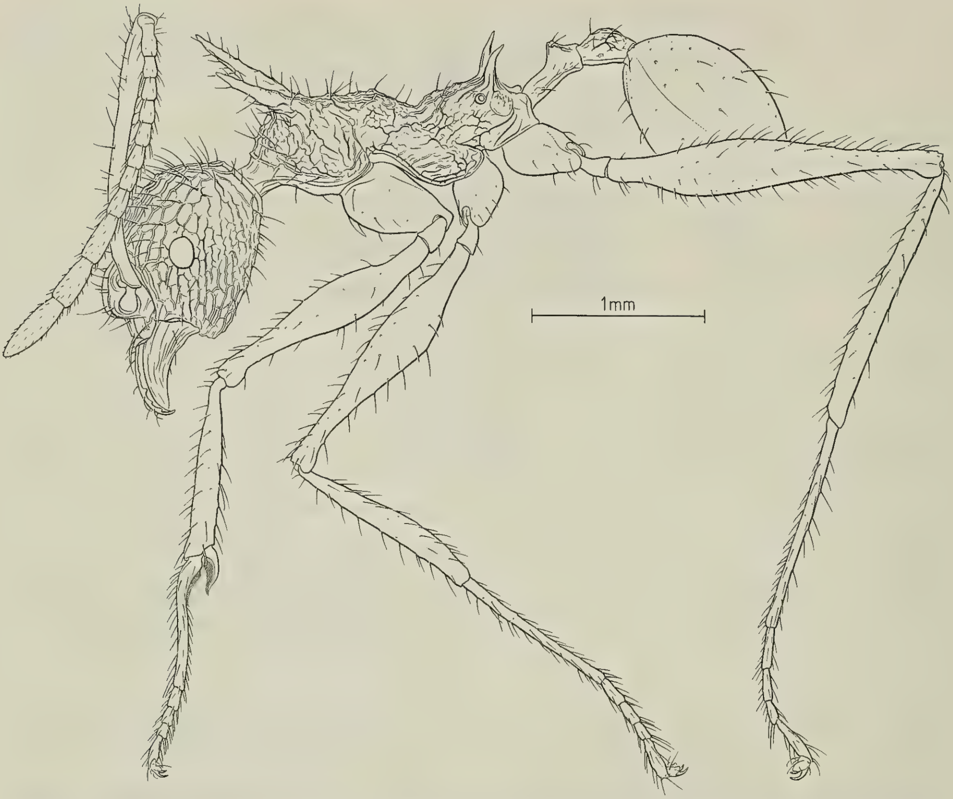


Fig. 11. *Pheidole lokitae* FOREL. Syntype minor worker from Sumatra, slightly oblique lateral view; integument microsculpture artificially omitted. Body posture uniformed to the one of Fig. 6. Drawing by ARMIN CORAY.

that an incapacity to answer this question, on the other hand, affects the biogeographic meaning of the Dominican fossils only to a minor extent.

5. Biogeographic significance of the Dominican fossils: local extinction and trifling invasion

The Dominican amber fauna is often superficially reputed to have exclusively Neotropical affinities as one would expect a priori by judging from its geographical location only. BARONI URBANI (1980) described the first Dominican fossil member of the Australian genus *Leptomyrmex*, but this record has been doubted by WILSON (1985 b and 1985 c) who excluded it from his biogeographic analysis of Dominican amber ants (1985 c, 1988). In this 1985 analysis the Dominican amber ants are compared essentially with the Recent Neotropical fauna.

Later, however, WILSON recognized the presence of *Leptomyrmex* in Dominican amber (BARONI URBANI & WILSON 1987) but without changing his explanation as to the origin of the West Indian ant fauna. I have already written in the introduction that – in addition to the unexpected relationships between the Dominican amber and the Recent Australian faunas which are completely omitted from WILSON's analysis – there are also other, simple and impartial reasons which force me to consider Professor Wilson's explanation of the origin of the West Indian fauna as substantially wrong.

The analysis of WILSON (1985 c) attempted a statistical demonstration that Old World genera of ants present in the Recent Hispaniolan fauna are more numerous (expressed as "have reached the Antilles more often and became extinct less frequently") "and hence show evidence of greater colonizing ability" than they are in the fossil fauna (i. e. the presence of Old World ant genera in the Caribic area is greater today than it was in amber times and this should be explained by dispersal).

Some scientists, probably best represented by MAYR (1946) and DARLINGTON (1957), suppose that species and higher taxa originated in a geographically limited "center of origin" from which they spread in space through time. Members of this school refer explicitly in their work to the writings of DARWIN. Others scientists, best personified by CROIZAT et al. (1974), assume an earlier cosmopolitanism of the ancient floras and faunas followed by speciation through morphological specialization and area restriction. These scientists do not recognize a single historical leader, but, to my knowledge, the first to formulate clearly principles similar to those supported by the second school was TROUESSART who stated (1890, page 312): "la faune actuelle n'est . . . qu'un reste très incomplet d'une faune antérieure plus riche et plus généralement répandue".

It is clear if there could be shown that the cosmopolitanism in the present Caribic fauna exceeds that in the amber fauna – as it is asserted by WILSON (1985 c, 1988) – this could be a strong argument in favour of the first school of thought. On the contrary, presence of faunal elements in the Central American amber fauna now restricted to the Old World – like *Leptomyrmex* or the *Pheidole* discussed in this paper – can be an evidence for a former greater cosmopolitanism of the ant fauna and, hence, a proof in favour of the second biogeographic school.

The original analysis from which the conclusions of WILSON (1985 c, 1988) had been drawn contains several factual, methodological and logical sources of error. These sources of error can be grouped in the following five categories affecting 1) the data, 2) the definition of the variables, 3) the choice of the statistical test, 4) the statistical constraints, and, 5) the hypothesis tested. I shall explain each of them in the following five paragraphs:

1. The data. – The units of count on which the analysis is based are "ant genera and well-marked subgenera". It may prove difficult to find two taxonomists agreeing entirely on the same list of genera, but consideration of "well-marked" subgenera adds to the list a major component of subjectivity. It appears that consideration of these subgenera does not change anything significant either with respect to the distribution patterns of the Hispaniolan ants or to the major conclusions to be drawn about them besides than lengthening the list of taxa. Under paragraph 3 I shall show the necessity for greater sample sizes enabling the statistical treatment of the data and the failure to attain an acceptable size in the analysis by WILSON (1985 c). The list of taxa, in itself, is either very subjective or erroneous in some respects. Additional changes are necessary today because of taxonomic information published after 1985; new ant genera have been equally recorded in amber after 1985 and some are still unpublished. I shall give an updated list of the Hispaniolan ant genera in which all differences with WILSON's list are individually justified in parentheses after each generic name. Excluding three genera probably introduced on Hispaniola by man

and already listed as such by Wilson, the following are the fossil and extant Hispaniolan genera of ants known to date (changes or additions to Wilson's list are preceded by an asterisk):

*_Acanthognathus_ (reported in amber by Baroni Urbani & de Andrade, 1994), *_Acanthostichus_ (present in amber only, de Andrade, in preparation), _Acropyga, Anochetus,_ *_Apterostigma_ (present in amber only, de Andrade, in preparation), _Aphaenogaster, Azteca,_ *_Brachymyrmex_ (present also in amber, Baroni Urbani unpublished), _Camponotus, Crematogaster, Cylindromyrmex, Cyphomyrmex,_ *_Dendromyrmex_ (present in amber only, de Andrade, in preparation), *_Diplorhoptrum_[1], *_Discothyrea_ (present in amber only, P. S. Ward personal communication), _Dolichoderus_ (= *_Monacis_ = *_Hypoclinea,_ synonymies by Shattuck, 1992), _Ephebomyrmex, Erebomyrma,_ *_Eurhopalothrix_ (present also in amber, P. S. Ward personal communication), _Gnamptogenys, Hypoponera, Ilemomyrmex,_ *_Leptomyrmex_ (reported in Dominican amber by Baroni Urbani, 1980), _Leptogenys, Leptothorax_ (= *_Nesomyrmex_ = *_Macromischa,_ synonymies by Bolton, 1982), _Linepithema_ (= *_Iridomyrmex,_ synonymy by Shattuck, 1992), _Monomorium, Mycocepurus, Myrmelachista, Neivamyrmex,_ new genus A near _Rogeria_ (cited as such by Wilson, not seen by me; Baroni Urbani & de Andrade, 1994, report a poorly preserved specimen similar to _Rogeria_ which has been omitted from the list to avoid possible redundancy), *new genus B of Dolichoderinae (present in amber only, de Andrade, in preparation), _Octostruma, Oxyidris, Pachycondyla, Paraponera, Pheidole, Platythyrea,_ *_Pogonomyrmex_ (present in amber only, P. S. Ward personal communication), *_Prenolepis_ (given as extinct on Hispaniola by Wilson, it is actually represented on the island by the Antillean endemic _P. gibberosa_ Roger recorded from Haiti by Aguayo, 1932, and reported also by Kempf, 1972), _Prionopelta,_ *_Proceratium_ (present in amber only; Lattke, 1990), _Pseudomyrmex, Odontomachus, Solenopsis_ (= *_Euophthalma,_ synonymy by ETTERSHANK, 1966), *Strumigenys*, (= **Smithistruma*, synonymy by BARONI URBANI & DE ANDRADE, 1994), *Tapinoma*, *Trachymyrmex*, **Wasmannia* (present also in amber, DE ANDRADE, in preparation), *Zacryptocerus* (= **Paracryptocerus* = **Hypocryptocerus*, synonymies by KEMPF, 1973).

---

[1] This genus is listed as a well-defined subgenus of _Solenopsis_ by Wilson (1985 c). Formerly regarded a synonym of _Solenopsis,_ it was raised to generic status by Baroni Urbani (1968), an opinion shared by many but not by Brown (1973), who did not justify his point of view, and by Bolton (1987), who recognized the consistency of the genitalic characters particular to _Diplorhoptrum_ but doubted their generic value. His point of view has been followed by Casevitz-Weulersse (1990). Since no intermediate forms are known between the two genera, and the male genitalia of _Diplorhoptrum_ are highly distinctive and unique among all Formicidae in many important structural details (see the description by Baroni Urbani, 1968), then accepting the synonymy of the two genera would require some objective evidence, evidence which has not yet been produced. A more crucial criticism of the splitting of the two genera was formulated in a personal communication by Philip S. Ward: the separation of _Diplorhoptrum_ from _Solenopsis_ on the basis of genitalic morphology would make _Solenopsis_ paraphyletic. I am forced to agree with this view if morphological characters only are considered. In addition to the morphological differences, however, there is good presumptive evidence that the two genera also differ (a) karyologically, and (b) biochemically. Species of _Diplorhoptrum_ are reported to have a diploid chromosome number $2n = 22$ and species of _Solenopsis_ $2n = 32$ (see e. g. the review by Crozier, 1975). The venom produced by the poison glands of _Diplorhoptrum_ contains 2-alkyl-6-methylpiperidines only as _trans_-isomers and _N_-methylpiperidines; the latter compounds are unknown from _Solenopsis_ and 2-alkyl-6-methylpiperidines are present in _Solenopsis_ in both _cis_- and _trans_- forms . For the time being I regard the diploid chromosome number $2n = 32$ as a plausible synapomorphy of _Solenopsis._ The diploid number $2n = 22$ of _Diplorhoptrum_ should be considered the plesiomorphic condition since it is shared by _Diplorhoptrum_ and by the related genus _Monomorium._ The capacity of synthesising 2-alkyl-6-methylpiperidines appears to be a strong synapomorphy of _Diplorhoptrum_ + _Solenopsis._ I am inclined to consider the presence of the _cis_-isomere in _Solenopsis_ the apomorphic condition since the _trans_-isomere is shared by both, _Diplorhoptrum_ and _Solenopsis_ and the related genus _Monomorium_ produces different alkaloidal venoms. On the contrary, the unique presence of _N_-methylpiperidines in _Diplorhoptrum_ should be regarded as an additional synapomorphic character for this genus (information on the chemicals compiled essentially from Attygalle & Morgan, 1984).

This list is likely to experience further changes in the future for purely taxonomic reasons. At least the following genera may prove to be junior synonyms of others: *Erebomyrma* = *Oligomyrmex*, *Ephebomyrmex* = *Pogonomyrmex*, and *Zacryptocerus* = *Cephalotes*. In case of demonstration of one or more of these synonymies, *Oligomyrmex* would then represent one additional extinct genus distributed in the Old World, the suppression of *Ephebomyrmex* would render *Pogonomyrmex* present in the Recent and fossil fauna, and merging *Zacryptocerus* into *Cephalotes* would change nothing for the purpose of the present analysis.

2. The definition of the variables. – The statistical analysis is based on the presence/absence among Hispaniolan ant genera and subgenera of the following four traits: (a) Flightless queen, (b) Large individuals or colonies, (c) High specialization as predators or social parasites or in nest site, and, (d) Also found in living Old World fauna. Only traits (c) and (d) are found to differ among living and fossil genera in a statistically significant way. The paper does not indicate which genera are attributed to which variable. Variables (a) and (d) are objective ones and there should be no disagreement on their individual generic attribution. On the contrary, under the extant Dominican genera with large colonies (trait b) I would consider at least *Solenopsis* and *Crematogaster*. WILSON considers this trait to be present in 4.5% out of 22 genera (i. e. in only one genus) and I am unable to decide in an objective way which one I should remove from the list and why. Variable (c) is even more heterogeneous and difficult to assess; it groups genera highly specialized either as predators, or as social parasites, or in nest site. One could argue again about the most proper attribution of genera like *Pheidole* comprising perfectly omnivorous species, others restricted to seed predation and others feeding on termites only, or genera like *Crematogaster* embracing "normal" terricolous species together with others constructing only carton nests on trees and others living in hollow rhizomes of epiphytes. Possession or not of these traits appears to be particularly difficult to extend to the fossils. But the trait I had the greatest difficulty in assessing is the social parasitism. Although eleven Hispaniolan ant genera contain a numerically insignificant fraction of social parasitic species world-wide (none of which is known to me from Hispaniola) I have up to recently inquired which Hispaniolan ant genus can be considered under any circumstances as being socially parasitic as a whole. It was only recently that I allayed my doubts while discovering that such genus appears to be unknown to WILSON as well: no one of the 34 Hispaniolan "genera and well marked subgenera" on which WILSON's analysis is based neither a single Hispaniolan species is cited as being exclusively or prevailingly parasitic in the list of parasitic ants of the world published by HÖLLDOBLER & WILSON (1990). Trait (c), hence, has been excluded from the statistical analysis. Discharging variables (a) and (b) because no statistical difference had been demonstrated for them and variable (c), too vaguely defined, the re-analysis presented in this paper will be focused on trait (d) which is objectively definable and of the highest biogeographic interest.

3. The choice of the statistical test. – The choice of the *G*-statistics of independence is not appropriate for a sample of the size of the Dominican amber ant genera and subgenera included in WILSON's analysis (n = 34). SOKAL & ROHLF

(1969, page 598) state that “when no computer is accessible the chi-square or G-tests can be used to yield approximate probabilities when sample sizes are so large as to make desk calculator operation impractical. When n is smaller. . . the approximations are not so good”. Other statisticians (e. g. Koch & Bhapkar, 1982) are more tolerant about the sample size which is judged appropriate when it includes individual counts $m_{ij} \geq 5$. Wilson’s analysis is based on the following quantities, given as percentages in his paper and translated into integers by me: 0%, 4.5%, 4.5%, 68% of 22 (= 0, 1, 1, 15 genera per category) and 8.3%, 25%, 33.3%, 33.3% of 12 (= 1, 3, 4, 4 genera per category). In the literature, one often finds the suggestion as how to deal with small numbers ($n < 200$) by applying Yate’s correction, though its use is not recommended by Grizzle (1967), yet this appears unimportant in this context since no mention to the use of correcting factors is made in the paper.

4. The statistical constraints. – Wilson (l. c.) admits that “some genera and subgenera possess more than one trait, and many possess none; hence the percentages do not sum to 100”. This violates the basic assumption of independence necessary to any test of contingency. Practically, the data did not conform to the algebraic symmetry of the G table which imposes $(a + c) + (b + d) = (a + b) + (c + d) = a + b + c + d = n$, where $a, b, c, d, \ldots$ are the cells in a contingency table and n is the total number of observations.

A formally correct and updated contingency table for the Hispaniolan ant genera is presented here in Table 1.

Combining the resulting individual 2 × 2 tables by Mantel-Haenszel statistics gives a non-significant global result with $p = 0.277$. This result may be explained, in part, by the small figures relative to the variable apterous vs. winged gyne (recorded in 0, 0, 1 and 1 cases respectively). Association between the variables extinction and

Tab. 1. Distribution of three potentially significant traits considered by Wilson (1985 c) among the ant genera known from Hispaniola.

Ant genera	Status	Gyne	Old World	Count
Neivamyrmex	extinct	apterous	absent	1
Leptomyrmex (1)	extinct	apterous	present	1
Acanthognathus, Acanthostichus, Apterostigma, Azteca, Cylindromyrmex, Dendromyrmex, Erebomyrma, Ilemomyrmex, new genus A, new genus B, *Octostruma, Oxyidris, Paraponera, Pogonomyrmex*	extinct	winged	absent	14
Discothyrea, Dolichoderus, Prionopelta, Proceratium	extinct	winged	present	4
none	extant	apterous	absent	0
none	extant	apterous	present	0
Brachymyrmex, Cyphomyrmex, Ephebomyrmex, Linepithema(2), *Mycocepurus, Myrmelachista, Pseudomyrmex, Trachymyrmex, Wasmannia* (2), *Zacryptocerus*	extant	winged	absent	10
Acropyga, Anochetus, Aphaenogaster, Camponotus, Crematogaster, Diplorhoptrum, Eurhopalothrix, Gnamptogenys, Hypoponera, Leptogenys, Leptothorax, Monomorium, Pachycondyla, Pheidole, Platythyrea, Prenolepis, Odontomachus, Solenopsis,Strumigenys, Tapinoma	extant	winged	present	20

(1) Shattuck (1992) reports the presence of winged gynes in some undescribed species, but these species show a very different habitus from “usual” *Leptomyrmex* as the one described from amber.

(2) Old World records due to human introduction not considered.

presence in the Old World is high ($X^2 = 10.16$ with $p = 0.0014$). Due to the small figures involved, individual 2 × 2 tables for each pair of variables have been analysed by means of the FISHER's exact probability test (two-tailed). Excluding from the calculations the absence of female wings which is known in two genera only, there is only one statistically significant difference between the number of extant ant genera present in the Old World (20 = 40%) and those extinct (4 = 8%). The difference between these two quantities is highly significant with $p = 0.0031$. This result confirms one of those obtained by WILSON (1985 c).

5. The hypothesis tested. The result confirmed here under 4. indicates, however, that genera now extinct on Hispaniola are statistically less represented in the Old World than those still alive on the island. The biogeographical meaning of this result is not very clear: the only significance one can extrapolate from it is that ant genera which have undergone extinction on Hispaniola since amber times had narrower distributions than those still present on the island today. WILSON's extrapolation that dispersal took place only or mainly after amber times is illegitimate. The reason for this is that the statistics compared extinct versus non-extinct genera, i. e. the second category contains extant and fossil genera together and, as such, it comprises genera which may have undergone dispersal before, during, or after amber times.

To test the hypothesis that dispersal was posterior to amber times or that it increased in time, one should compare the presence/absence of the two following categories in the Hispaniolan ant genera present in the Old World: fossil only and extant only, as arranged here in Table 2.

Tab. 2. Presence or absence of Hispaniolan ants in the Old World tabulated to test dispersal among fossil and extant genera.

Ant genera	Status on Hispaniola			Status in the Old World	Count
	fossil only	fossil and extant	extant only		
Discothyrea, Dolichoderus, Leptomyrmex, Prionopelta, Proceratium	•			present	5
Acanthognathus, Acanthostichus, Apterostigma, Azteca, Cylindromyrmex, Dendromyrmex, Erebomyrma, Ilemomyrmex, new genus A, new genus B, *Neivamyrmex, Octostruma, Oxyidris, Paraponera, Pogonomyrmex*	•			absent	15
Acropyga, , Leptogenys, Monomorium			•	present	3
Ephebomyrmex, Mycocepurus			•	absent	2
Anochetus, Aphaenogaster, Camponotus, Crematogaster, Diplorhoptrum, Eurhopalothrix, Gnamptogenys, Hypoponera, Leptothorax, Pachycondyla, Pheidole, Platythyrea, Prenolepis, Odontomachus, Solenopsis, Strumigenys, Tapinoma		•		present	17
Brachymyrmex, Cyphomyrmex, Linepithema(1)*, Myrmelachista, Pseudomyrmex, Trachymyrmex, Wasmannia*(1)*, Zacryptocerus*		•		absent	8

(1) Old World records due to human introduction not considered.

In fact, only extinct genera allow an inference about ancient (i. e. before present) dispersal. Similarly, only the genera which colonised Hispaniola after amber times should be considered for younger (i. e. after amber times) dispersal. The table shows that five Hispaniolan extinct ant genera reached the Old World, versus only three extant genera with a comparable distribution. This contrasts with WILSON's conclusions and with conventional biogeographic expectation. According to the "centre of origin" hypothesis, older distributions of taxa (like those of the extinct amber genera) should be narrower than those of the extant ones. This hypothesis, however, assumes taxa of comparable rank (i. e. genera) and comparable evolutionary speeds (a factor virtually unknown among ants).

The different frequencies in Table 2 appear to be statistically significant (MANTEL-HAENSZEL Chi-Square = 8.654 with $p = 0.003$, FISHER's exact probability = 7.25×10^{-3}). Excluding from the analysis 25 genera reported from both, the contemporary and the amber fauna of Hispaniola and allowing no inference about their presumed time of dispersal, shows that 5 (= 20%) of the remaining ant genera reached the Old World and have undergone extinction on Hispaniola versus 3 (= 12%) genera which presumably colonized Hispaniola after amber times and show a similar distribution pattern. This difference is too small and is not confirmed statistically (two tailed FISHER's exact probability = 0.281). This result, however, could be modified (i. e. the difference could become statistically significant) by demonstrating the probable synonymy between *Erebomyrma* and *Oligomyrmex* previously mentioned.

We are forced to conclude that the study of the Hispaniolan ant genera, fossil and Recent, does not endorse any of the two major biogeographical schools mentioned above: there is no evidence for dispersal since amber times and a modest numerical indication of an opposite phenomenon (i. e. broader geographic distributions among extinct rather than among extant genera) cannot be demonstrated statistically.

The Australian genus *Leptomyrmex*, until recently, appeared to represent the sole typical Recent Old World element within the Dominican amber fauna as a whole. This record, therefore, had been regarded either as wrong or as exceptional. More recently, GRIMALDI (1991), described two mycetobiine woodgnats from Dominican amber belonging to Old World tropical genera and KRISHNA & GRIMALDI (1991) reported the first *Mastotermes* from Dominican amber. This genus of termites comprises only one Recent species in northern Australia but was already known through several fossils from different Eocene – Miocene deposits in Europe and from Mexican amber (probably Early Miocene). The distribution pattern of *Mastotermes* is not too different from the one of the ant tribe Leptomyrmecini which are recorded from the contemporary Australian-Oceanian fauna, and, as a fossil, from Dominican and Sicilian amber (probably Miocene).

In this paper I present evidence for even closer (species-group level) affinities between the Dominican and the contemporary Old World fauna. As a matter of fact, DE ANDRADE (1994) was the first to report the existence of Old World relationships at species-group level in the Dominican amber ant fauna. She described a new species of amber *Anochetus*, a genus of ants represented in Dominican amber by different species, some with Neotropical and one with New Caledonian and Oceanian affinities, as is the case for the *Pheidole* discussed in this paper. In another paper by DE ANDRADE (1995) a comparable species level Old World relationship is reported for a Dominican amber *Aphaenogaster*. These three examples of species-group Old World affinities in the genera *Anochetus*, *Aphaenogaster* and *Pheidole*, together with the

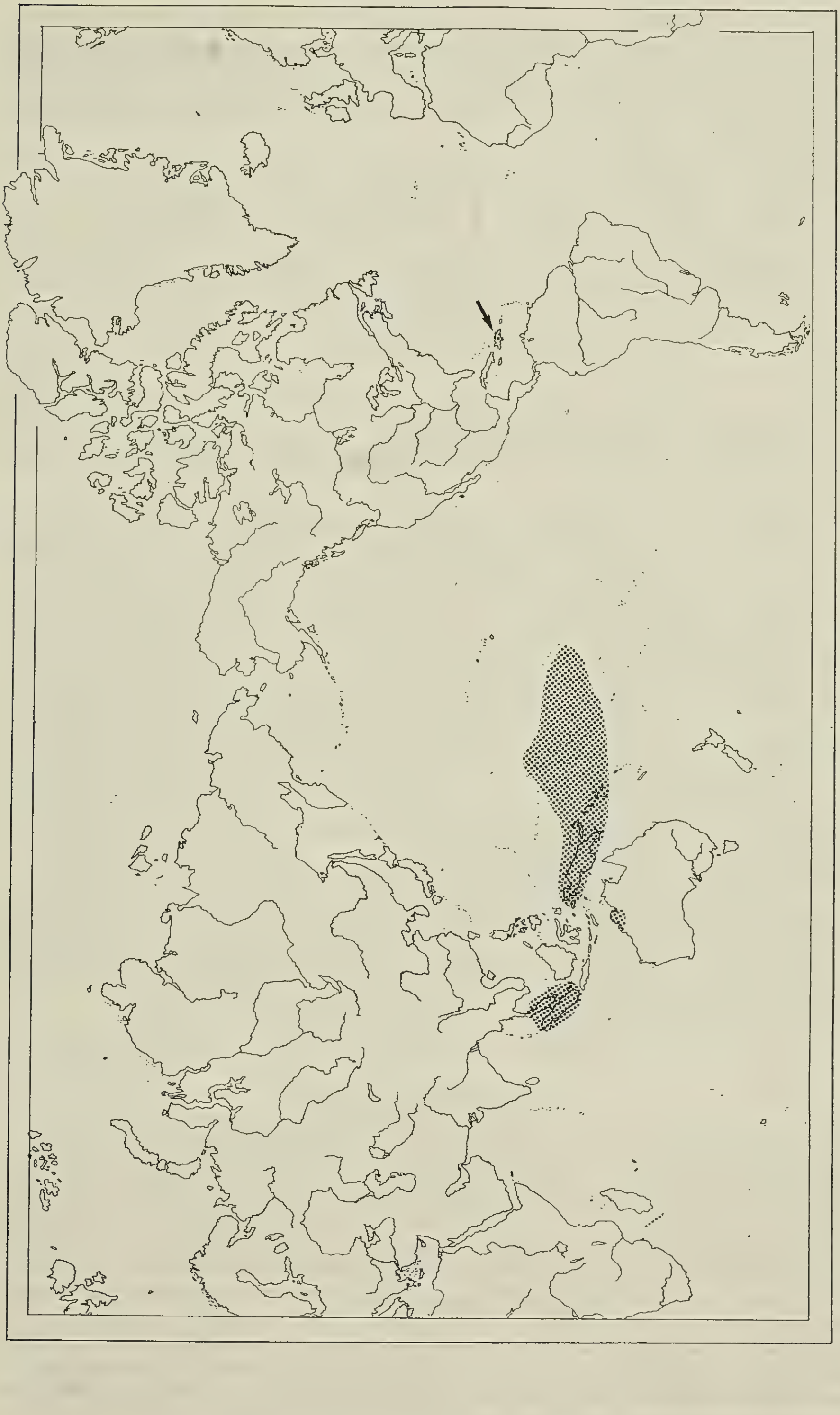


Fig. 12. Geographic distribution of the amber fossils discussed in this paper (indicated by an arrow) compared with the one of their most related contemporary species of *Pheidole* subg. *Pheidolacanthinus* (dotted area).

case of the genus *Leptomyrmex*, may suggest that the geographic distribution of ants narrowed in time contrarily to the expectations of the "center of origin" hypothesis and according to the thinking exemplified here by CROIZAT et al. (1974). Or, at least, species-group level extinction in the Hispaniolan ant fauna was greater than genus-level extinction since amber times.

The close relationship between Dominican amber and the Recent Notogean fauna at species-group level implies that the ants experienced an evolutionary speed even lower than the one we were already forced to assume by the simple presence of non-related congeners as was the case for *Leptomyrmex*. It is worth recalling here that *Pheidole tethepa* has been described from amber from La Toca which, with an estimated age of 15–45 million years (ČEPEK in SCHLEE, 1990: 53) or 30–40 million years (POINAR, 1992), is among the oldest deposits reported from the Dominican Republic.

However, suggestive the fact that these contemporary Old World elements survive today essentially in the Malayan, Australian and Oceanian realms (see Fig. 12), it is impossible to hypothesize previous privileged continental connections between these regions and the Caribic area.

The sole explanation reasonably applicable to these coincident Dominican and Notogean distributions is that already invoked for *Leptomyrmex* and *Mastotermes*, i. e. a former cosmopolitanism of these clades which survived today only or mainly in the refuge of the Notogea, as is the case for many other animal and plant relics. The broad Oceanian extension of "*Pheidolacanthinus*" visible in Fig. 12 is due essentially to the records of *Pheidole sexspinosa* EMERY, a New Guinean species which must have colonized several Polynesian islands in much more recent times.

An alternative explanation to the Old World affinities of the amber ant fauna would be considering the previously mentioned contemporary Notogean records as due to immigration from the New World instead of being due to area restriction since amber times. However, we have no evidence supporting this hypothetical migratory route from the probable relationships of the extant Notogean ant fauna.

The major changes affecting the world ant fauna since Dominican amber times, hence, seem not to concern the faunal composition in a remarkable way but are characterized essentially by dramatic contractions or extensions of the distribution areas. The Dominican amber is offering an increasing number of examples of former broader distribution of clades surviving only in relic areas today.

6. Acknowledgements

I am grateful to Dieter Schlee for allowing me to describe the material reported as new in this paper and for the critical reading of the manuscript. George O. Poinar, Jr. put at my disposal his records on amber ants and part of the material cited in the list of Dominican amber genera. Stefan Cover loaned me the MCZ amber specimens with great readiness. Philip S. Ward allowed the inclusion of some ant genera identified by him and not seen by me in the list of genera presented in this paper. Michel Brancucci permitted the comparison of the amber ants with those of the Natural History Museum in Basle. Paul Jordan suggested the use of 4F for the statistical analyses and actually performed them for me. George Boyan undertook with his usual generosity the boring task of improving the English text. Maria L. de Andrade helped in several stages of the preparation of this paper from the initial polishing of amber to the final discussion of the results but firmly refused to co-author the publication. Without the help of all these persons this paper would have been much more incomplete and incorrect.

Under the circumstances already described in the introduction I greatly appreciated Ed Wilson promptly giving me permission to re-study the *Pheidole tethepa* type material in spite of our opinions diverging on many points.

This research has been fully supported by a grant of the National Science Foundation of Switzerland, Request No. 31–33689.92.

7. References

AGUAYO, C. G. (1932): Notes on West Indian ants. – Bull. Brooklyn ent. Soc., **27**: 215–227; New York.

ANDRADE, M. L. (DE) (1994): Fossil Odontomachiti (Hymenoptera: Formicidae) in amber from the Dominican Republic. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **199**: 1–28; Stuttgart.

– (1995): The ant genus *Aphaenogaster* in Dominican and Mexican amber. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **223**: 1–11; Stuttgart.

ATTYGALLE, A. B. & MORGAN, E. D. (1984): Chemicals from the glands of ants. – Chem. Soc. Reviews, **13**: 245–278; London.

BARONI URBANI, C. (1968): Über die eigenartige Morphologie der männlichen Genitalien des Genus *Diplorhoptrum* Mayr (Hymenoptera Formicidae) und die taxonomischen Folgerungen. – Z. Morph. Tiere, **63**: 63–74; Berlin.

– (1980): The first fossil species of the Australian ant genus *Leptomyrmex* in amber from the Dominican Republic. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **62**: 1–10; Stuttgart.

BARONI URBANI, C. & ANDRADE, M. L. (DE) (1994): First description of fossil Dacetini ants with a critical analysis of the current classification of the tribe. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **198**: 1–65; Stuttgart.

BARONI URBANI, C. & WILSON, E. O. (1987): The fossil members of the ant tribe Leptomyrmecini (Hymenoptera: Formicidae). – Psyche, **94**: 1–8; Cambridge/Mass.

BOLTON, B. (1982): Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla, Leptothorax, Melissotarsus, Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Ent.), **45**: 307–370; London.

– (1987): A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Ent.), **54**: 263–452; London.

BROWN, W. L., Jr. (1973): A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. – *In*: MEGGERS, B. J., AYENSU, E. S. & DUCKWORTH, W. D. (eds.): Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review, p. 161–185; Washington, D. C. (Smithsonian Institution Press).

BURLEIGH, R. & WHALLEY, P. (1983): On the relative geological ages of amber and copal. – J. nat. Hist., **17**: 919–921; London.

CARPENTER, F. M. (1930): The fossil ants of North America. – Bull. Mus. comp. Zool., **70**: 3–66, 11 pls.; Cambridge/Mass.

CASEVITZ-WEULERSSE, J. (1990): Étude systématique de la myrmécofaune corse (Hymenoptera, Formicidae). – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4e sér., **12**: 135–163 & 415–442; Paris.

CROIZAT, L., NELSON, G. & ROSEN, D. E. (1974): Centers of origin and related concepts. – Syst. Zool., **23**: 265–287; Lawrence/Kansas.

CROZIER, R. H. (1975): Hymenoptera. – *In*: B. JOHN (ed.): Animal Cytogenetics, Vol. 3, Insecta 7, p. V + 95; Berlin & Stuttgart (Borntraeger).

DARLINGTON, P. J., Jr. (1957): Zoogeography: the geographical distribution of animals, xi + 675 pp; New York (Wiley).

DIXON, W. J. (Ed.) (1992): BMDP Statistical Software Manual, Volume 1 (accompanying BMDP Release 7). xx + 678 pp.; Berkeley (University of California Press).

DLUSSKY, G. M. (1986): Ants from Sakhalin amber (Paleocene?). – Paleont. Žurn., **1**: 50–61; Moscow. – [Russian]

ETTERSHANK, G. (1966): A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera: Formicidae). – Aust. J. Zool., **14**: 73–171; Melbourne.

FOREL, A. (1915): Results of Dr. E. Mjöbergs Swedish scientific expeditions to Australia 1910–1913. 2. Ameisen. – Arkiv Zool., **9**: 1–119, 3 pls.; Stockholm.

GRIMALDI, D. (1991): Mycetobiine woodgnats (Diptera: Anisopodiidae) from Oligo-Miocene amber of the Dominican Republic, and Old World affinities. – Amer. Mus. Novitates, **3014**: 1–26; New York.

GRIZZLE, J. E. (1967): Continuity correction in the x^2-test for 2 × 2 tables. – Amer. Statist. **21**: 28–32; Washington, D. C.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990): The ants. 732 pp.; Cambridge/Mass. (The Belknap Press of Harvard University Press)

KEMPF, W. W. (1972): Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hym. Formicidae). – Studia Ent., **15**: 3–344; Rio de Janeiro.

– (1973): A new *Zacryptocerus* from Brazil, with remarks on the generic classification of the tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae). – Studia ent., **16**: 449–462; Rio de Janeiro.

KOCH, G. C. & BHAPKAR, V. P. (1982): Chi-square tests. – *In*: KOTZ, S. & JOHNSON, N. L. (ed.): Encyclopedia of statistical sciences, Vol. 1: A to Circular Probable Error, pp. 442–457; New York (Wiley).

KRISHNA, K. & GRIMALDI, D. (1991): A new fossil species from Dominican amber of the living Australian termite genus *Mastotermes* (Isoptera: Mastotermitidae). – Amer. Mus. Novitates, **3021**: 1–10; New York.

LATTKE, J. E. (1990): The genus *Proceratium* Roger in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). – Caribbean J. Sci., **26**: 101–103; Mayagüez/Puerto Rico.

MACKAY, W. P. & SCOTT, A. E. (1992): Late quaternary ant fossils from packrat middens (Hymenoptera: Formicidae): implications for climatic change in the Chihuahuan desert. – Psyche, **99**: 169–184; Cambridge/Mass.

MAYR, E. (1946): History of the North American bird fauna. – Wilson Bull., **58**: 3–41; Rock Hill/South Carolina.

MOFFETT, M. W. (1986): Revision of the myrmicine genus *Acanthomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). – Bull. Mus. comp. Zool., **151**: 55 –89; Cambridge/Mass.

POINAR, G. O., Jr. (1992): Life in amber. 350 pp., 8 pls.; Stanford/California (Stanford Univ. Press).

SAS Institute Inc. (1989): *SAS/STAT*® User's Guide, Version 6, Fourth Edition, Vol. 1, 943 pp.; Cary/North Carolina.

SCHLEE, D. (1980): Bernstein-Raritäten. 88 pp.; Stuttgart.

– (1984): Notizen über einige Bernsteine und Kopale aus aller Welt. – *In*: SCHLEE, D. (ed.): Bernstein-Neuigkeiten, Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **18**: 29–37, pls. 6–9; Stuttgart.

– (1990): Das Bernstein-Kabinett. Begleitheft zur Bernsteinausstellung im Museum am Löwentor, Stuttgart. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **28**: 1–100; Stuttgart.

SHATTUCK, S. O. (1992): Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). – Sociobiology, **21**: 1–181; Chico/California.

SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1969): Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. xxi + 776 pp.; San Francisco (W. H. Freeman).

TROUESSART, E. L. (1890): La géographie zoologique. 338 pp.; Paris (Baillière).

VIEHMEYER, H. (1913): Ameisen aus dem Kopal von Celebes. – Stett. ent. Z., **1913**: 141–155; Stettin.

WHEELER, W. M. (1910): Ants, their structure, development and behavior. xxv + 663 pp.; New York (Columbia Univ. Press).

WILSON , E. O. (1985): Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 1. Two new myrmicine genera and an aberrant *Pheidole*. – Psyche, **92**: 1–9; Cambridge/Mass. – [1985 a]

– (1985): Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 3. The subfamily Dolichoderinae. – Psyche, **92**: 18–37; Cambridge/Mass. – [1985 b]

– (1985): Invasion and extinction in the West Indian ant fauna: evidence from the Dominican amber. – Science, **229**: 265–267; Washington/D. C. – [1985 c]

– (1988): The biogeography of the West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae). – *In*: LIEBHERR, J. (ed.): Zoogeography of Caribbean Insects, pp. 214–230; Ithaca/New York (Cornell Univ. Press).

Author's address:
Dr. C. Baroni Urbani, Zoologisches Institut der Universität, Rheinsprung 9, CH–4051 Basel, Switzerland.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 223	11 pp.	Stuttgart, 20. 3. 1995

The ant genus *Aphaenogaster* in Dominican and Mexican Amber (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. IX: Pheidolini)

By Maria L. de Andrade, Basel

With 5 Figures

Summary

Aphaenogaster amphioceanica n. sp. from Dominican amber and *A. praerelicta* n. sp. from Mexican amber are described from a single worker each. The most apparent characters of *amphioceanica* are the antennal hollows marginated laterally by a prominent carina, and the head with a "neck". This same combination of characters is present in *A. feae*, *A. laevior*, and *A. beccarii*, all Indomalayan, and in *A. swammerdami* from Madagascar. One additional case of relationship between the Dominican amber fauna and Recent Indomalayan biota is observed. On the other hand, *A. praerelicta* shows clear affinities with the Recent Hispaniolan *A. relicta*. The main difference between *praerelicta* and all the known American *Aphaenogaster* is the presence of a pair of pronotal spines which is probably apomorphic for *praerelicta*. Two Recent New Guinean species (*A. loriae* and *A. quadrispina*) also have pronotal spines, but these spines are very different in shape from those of *praerelicta*. Considering the numerous differences between *praerelicta* and the Recent New Guinean species, it is likely that this character has been convergently selected at least twice during *Aphaenogaster* evolution.

Zusammenfassung

Zwei neue Arten der Gattung *Aphaenogaster* werden beschrieben: *A. amphioceanica* n. sp. aus Dominikanischem, und *A. praerelicta* n. sp. aus Mexikanischem Bernstein, von denen jeweils 1 Arbeiterin zur Verfügung stand. Die auffälligsten Merkmale von *A. amphioceanica* sind: Vorstehende Carina am Lateralrand der Antennenhöhlungen und das Vorhandensein einer nackenartigen Verlängerung des Kopfes. Dieselbe Merkmalskombination tritt bei den indomalayischen Arten *A. feae*, *A. laevior* und *A. beccarii* sowie bei *A. swammerdami* von Madagaskar auf. Dies ist ein weiterer Fall von Beziehungen zwischen der Fauna des Dominikanischen Bernsteins und der rezenten indomalayischen.

Andererseits zeigt *A. praerelicta* deutliche Ähnlichkeiten mit der rezenten *A. relicta* von Hispaniola. Der Hauptunterschied zwischen *A. praerelicta* und allen bekannten amerikanischen *Aphaenogaster*-Arten ist das Vorkommen von 1 Paar Pronotum-Dornen bei *A. praerelicta*, wahrscheinlich eine Apomorphie dieser Art. Zwei rezente Arten von Neu-Guinea (*A. loriae* und *A. quadrispina*) haben zwar ebenfalls Pronotum-Dornen, aber in deutlich abweichender Form. Wegen der zahlreichen Unterschiede zwischen *A. praerelicta* und den rezenten Arten von Neu-Guinea darf man wohl schließen, daß die Pronotum-Dornen während der *Aphaenogaster*-Evolution mindestens zweimal konvergent entstanden.

1. Introduction

The genus *Aphaenogaster* is distributed world wide except in the Afrotropical and southern Neotropical regions. It also has a rich fossil and subfossil record which can be listed as follows:

Oligocene. – Baltic amber: *A. sommerfeldi* (Mayr, 1868), *A. mersa* and *A. oligocenica* (Wheeler, 1915).

Florissant shales, Colorado: *A. mayri* and *A. donisthorpei* (Carpenter, 1930).

Oberrhein region, Germany: *A. maculipes* (Théobald, 1937a).

Aix-en-Provence, France: *A. maculata* (Théobald, 1937b).

A. berendti Mayr (1868) from Baltic amber was transferred to the genus *Stenamma* by Wheeler (1915).

Miocene. – Brunn-Vösendorf, Austria: *A. pannonica* (based on wing imprints) (Bachmayer, 1960).

Chôjabaru, Japan: *A. avita* (based on wing imprints) (Fujiyama, 1970).

Radoboj beds, Croatia: *Ponera fuliginosa* Heer (1849) and *Poneropsis livida* Heer (1867) (both based on wing imprints) tentatively transferred to *Aphaenogaster* by Mayr (1867).

Quesnel beds, British Columbia: *A. longaeva* Scudder (1877).

Late Quaternary. – Chihuahuan desert of United States and Mexico: *Aphaenogaster huachucana, A. albisetosa* and specimens near *A. texana* (MacKay, 1992).

Carpenter (1930) regarded the Miocene *A. longaeva* from British Columbia as an ant of unprecised genus.

Taylor (1964) went a step further in criticizing the systematic assignment of petrified ants and suggested to emend the generic name *Poneropsis* Heer to include all fossils "apparently belonging to the family Formicidae and . . . otherwise unclassifiable" and characterized by "two closed cubital cells and a single closed discoidal", a combination of characters recurring among several distantly related Formicidae. He transferred *A. fuliginosa* (Heer) to *Poneropsis*.

A large amount of papers have already been published on Dominican amber ants (see e. g. the list in de Andrade, 1994). On the other hand, the only published information on Mexican amber ants comes from Brown (1973) who listed: males of three or more species of ectatommine Ponerinae, workers probably belonging to *Azteca*, a few workers of the *pyramicus* group of *Dorymyrmex*, *Camponotus*, a few specimens of probably *Lasius, Pachycondyla*, males probably of *Mycetosoritis*, two workers resembling *Stenamma*, a probable *Pheidole*, and an almost certain *Crematogaster*, without formally describing any of them.

The contemporary American fauna of *Aphaenogaster* includes 21 species in the Nearctic and 6 species in the Neotropical regions distributed between British Columbia and Nova Scotia in the North to Panama in the South. Only one of them, the Haitian endemic *A. relicta* (Wheeler & Mann, 1914), is known from the Caribic area. The genus *Aphaenogaster*, however, includes about 55 species in the Palearctic region, 4 species in the Afrotropical region (1 in North Sahara and 3 in Madagascar), about 18 species in the Indomalayan region, 4 species in the Oceanian region (all in New Guinea), and 3 species in Australia.

2. Material and methods

Two specimens of *Aphaenogaster* have been examined in two samples of amber from the Dominican Republic and Mexico. The two amber samples are as follows:

Do-4629-B (Fig. 1) from the amber collection of the State Museum of Natural History, Stuttgart (Department of Phylogenetic Research). This piece was selected

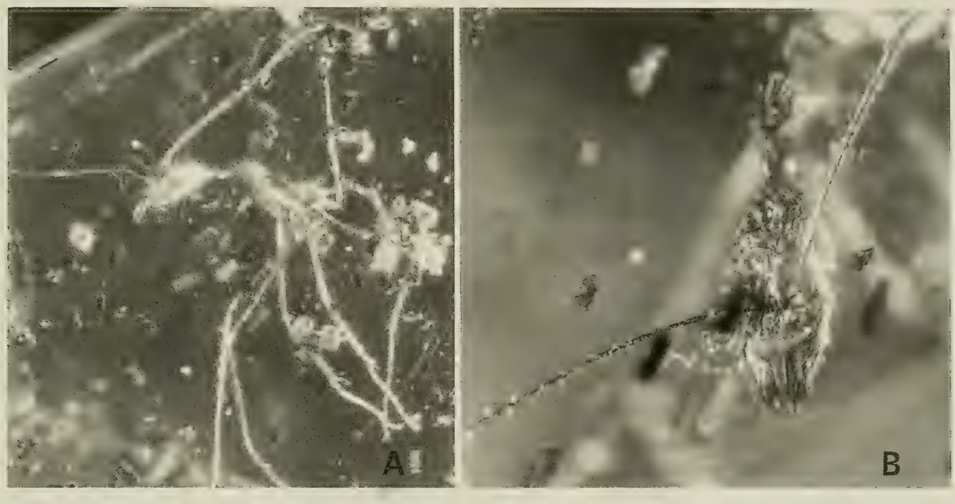


Fig. 1. Specimen Do-4629, habitus, lateral view (A), frontal view of the head (B).

for the collection by Dr. D. SCHLEE because of some unusual contents, as is indicated in the card index as follows: 6 specimens of woodlice (*Pseudarmadillo cristatus* SCHMALFUSS Paratypes), the unusual ant (! long-stretched shape, but "boiled"=shrivelled), reptile skin (? toe with brush), Scatopsidae (shrivelled), spider (shrivelled), mite, debris, numerous regular ? insect faeces pellets, insect fragments. A yellow piece, 4 × 2 × 1.5 cm, containing the ant to be described here. The ant is complete and appears to have been subject to variable extents of compression, leading to different degrees of deformation on many parts of the body which results in a wrinkled appearance.

A Mexican amber sample (Fig. 2) from the collection of Dr. GEORGE O. POINAR Jr., (Department of Entomological Sciences, University of California, Berkeley, U. S. A.). A yellow amber piece containing, in addition to the ant to be described here, three flies, two springtails, a small wasp, a badly preserved insect, and a few pollen grains. The state of preservation of the ant can be considered as good, though

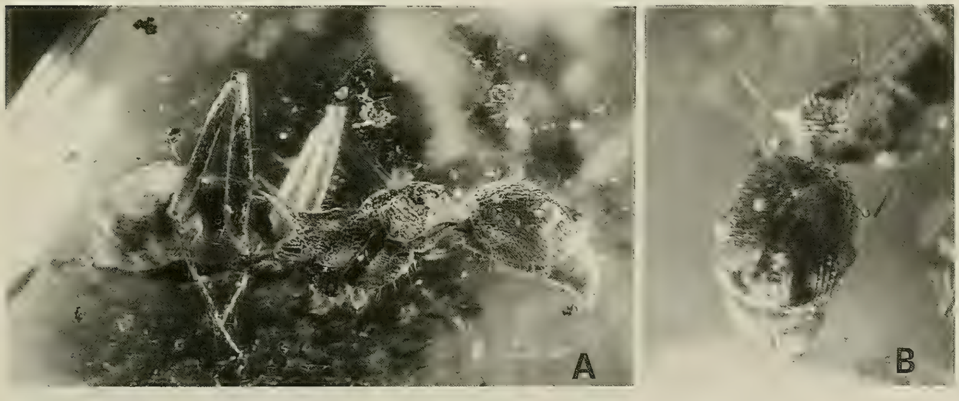


Fig. 2. Mexican specimen, habitus, lateral view (A), frontal view of the head (B).

some structures are missing, i. e. the femora, the tibiae and tarsi of the middle and hind right legs, the trochanter, the femur, the tibia and tarsi of the fore left leg, and the antennae.

Measurements and indices used in the descriptions are as defined by Snelling (1981) for the genus *Pogonomyrmex.* All the measurements, drawings, and photographs were made in 66% sucrose solution. Incompletely resolved or incompletely drawn parts correspond to deformed or poorly visible body parts of the amber specimens.

3. Description of the fossil species

Aphaenogaster amphioceanica n. sp.

Fig. 1, 3

Holotype: Worker (unique) in Dominican amber (piece) Do-4629-B from the collection of the State Museum of Natural History, Stuttgart (Department of Phylogenetic Research).

Derivatio nominis: From the Greek *amphí* (= close to, around) and *oceanicus* (= of the ocean with reference to the Pacific).

Diagnosis. – An *Aphaenogaster* resembling *A. feae* from Burma and *swammerdami* from Madagascar for the long "neck" and marginated antennal hollows, but differing from both for its longer propodeal spines, higher SI, and denser pilosity.

Worker (Fig. 3): Measurements (in mm) and indices: Total Length 5.36; HL 1.24; HW 0.72; EL 0.22; EW 0.15; WL 1.56; Petiole maximum length 0.60 (side view); Postpetiole maximum length 0.40 (side view); ML 0.60; SL 1.96; CI 51.6; SI 272.2; MI 48.4; OI 17.7.

Description. – Head oval, 3/4 longer than the "neck" which is posteriorly marginated. Eyes exceeding by 0.02 mm the margins of the head in full face view. Scapes trespassing the posterior margin of the head by about 2/5 of their length.

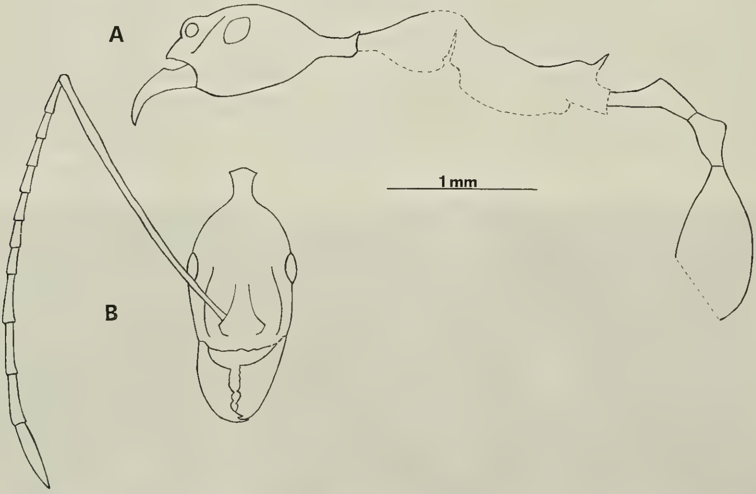


Fig. 3. Schematic outline of *Aphaenogaster amphioceanica* n. sp. Worker, holotype. Lateral view (A), incompletely drawn parts correspond to deformed body parts. Appendages omitted. Full frontal view of the head (B), the right side of the head has been reconstructed symmetric with the left side, better preserved; left antenna specularly drawn on the right side.

Funiculus with a distinct 4-jointed club slightly longer than the remaining joints. Frontal carinae protruding and diverging anteriorly, parallel posteriorly. Frontal area deeply impressed. Antennal hollows large and marginated laterally by a prominent carina. Clypeus slightly convex with medially weak concave anterior border. Mandibular blades with two large apical teeth followed by two smaller teeth and 3–4 denticles.

Trunk slender and long. Pronotum and mesonotum convex in side view; mesonotum declivous posteriorly and as high as the pronotum. Promesonotal suture highly impressed on the sides. Propodeum sloping up in side view. Propodeal spines acute, 0.16 mm long, directed slightly upwards, and diverging backwards. Propodeal suture impressed. Legs slender and long.

Petiole and postpetiole with rounded node; postpetiolar node apparently broader than the petiolar node.

First gastric segment oval anteriorly; remaining gastric segments shrunken.

Sculpture: sides and posterior half of the head minutely and superficially reticulate-punctate. Antennae, antennal hollows, trunk, abdominal segments, gaster and legs minutely punctate and slightly shining. Mesopleurae shining, with feeble and sparse punctuations. Mandibles covered by thin longitudinal striae.

Pilosity: head, pronotum, anterior third of the mesonotum and gaster with abundant, long, erect, thick, obtuse hairs. Posterior two thirds of the mesonotum, propodeum, petiole, postpetiole, and coxae with similar but very sparse hairs. Femora also with the same hairs as on the head but slightly shorter. Scapes, first seven funicular joints, and tibiae with abundant, subdecumbent, thick, obtuse hairs slightly shorter than those on the femora. Last four funicular joints and fore tarsi with dense, decumbent, thick, obtuse hairs shorter than those on the proximal joints. Anterior border of the clypeus with 4 setae 0.32–0.36 mm long. Mandibles, middle and hind tarsi with moderately abundant, decumbent, obtuse hairs, finer and shorter than those on the scapes.

Colour: body light brown, moderately shining, legs lighter.

Relationships. – This species is particularly remarkable for its head with "neck", for its antennal hollows marginated laterally by a prominent carina, and for its antennae with the last four joints longer than the remaining funiculus. Some Recent species from Central America (i. e. *araneoides, ensifera, mexicana* and *phalangium*) also share with *amphioceanica* the "neck" but these species do not have carinae marginating the antennal hollows. Other characters separating *amphioceanica* from these four Central American species are: size 5.36 mm in *amphioceanica* (vs. 6.5–9.0 mm); funiculus with the last four joints much longer than the others in *amphioceanica* (vs. funiculus with the last four joints shorter than the others); propodeal spines developed (0.16 mm long) but shorter than the basal face of the propodeum in *amphioceanica* (vs. propodeal spines absent, short or toothlike and longer than the basal face of the propodeum in *ensifera*).

Antennal hollows marginated by prominent carinae, in *Aphaenogaster*, are known only for *beccarii, feae* and *laevior* from the Indomalayan Realm, and for *swammerdami* from Madagascar. Of these four, *feae* and *swammerdami* ssp. *curta* are closer to *amphioceanica* by sharing a small size, the antennal hollows marginated only laterally by a prominent carina, and the body with effaced or without sculpture. These Recent species, however can be easily separated from *amphioceanica* by the following important differences: propodeal spines 0.17 mm in *amphioceanica* vs. 0.06 mm in *feae*, and 0.10 mm in *curta*; propodeal dorsum in side view sloping up in *amphioceanica* vs. straight in *feae*, and convex in *curta*; body with moderately abundant pilosity in *amphioceanica* vs. body with sparse pilosity in both *feae* and *curta*; size 5.4 mm in *amphioceanica* vs. size 5.5–6.5 mm in *feae*, and 6–9 mm in *curta*; SI 272 in *amphioceanica* vs. SI 204–206 in *feae*, and 196 in *curta*. In addition, *amphioceanica* and *curta* share the four long setae on the anterior border of the clypeus but *feae* possesses six.

Aphaenogaster praerelicta n. sp.

Fig. 2, 4

Holotype: Worker (unique) in an amber sample from the collection of Dr. GEORGE O. POINAR Jr., Department of Entomological Sciences, University of California, Berkeley, U. S. A.

Derivatio nominis: from the Latin *prae* (= ahead of, before) and *relicta* (= a specific name used for an endemic *Aphaenogaster* from Haiti).

Diagnosis. – An *Aphaenogaster* characterized, in the worker, by a pair of short pronotal spines, propodeal spines as long as the basal face of the propodeum, and head without "neck".

Worker (Fig. 4): Measurements (in mm) and indices: Total Length 6.28; HL 1.40; HW 1.16; EL 0.28; EW 0.20; WL 2.08; Petiole maximum length (side view) 0.52; PNW (dorsal view) 0.28; Postpetiole maximum length (side view) 0.40; PPW (dorsal view) 0.48; ML 0.70; CI 82.8; MI 50.0; OI 20.0.

Description. – Head broad posteriorly, with a feeble occipital concavity and without "neck"; gula with two obtuse teeth. Eyes exceeding by 0.05 mm the margins of the head in full face view. Frontal carinae protruding and parallel. Frontal area deeply impressed. Antennal hollows small. Clypeus with a feeble median sulcus reaching the anterior border, slightly concave. Mandibular blades with an apical tooth 0.09 mm long, and a subapical tooth 1/3 shorter than the apical followed by 4–5 denticles.

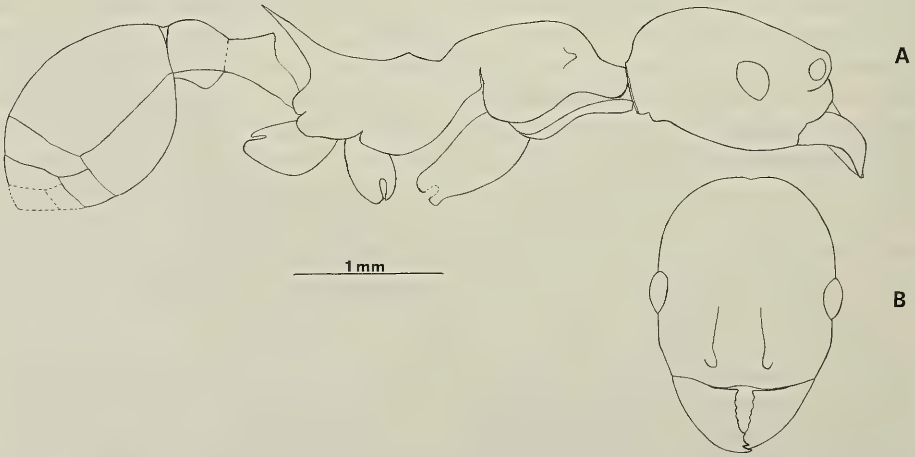


Fig. 4. Schematic outline of *Aphaenogaster praerelicta* n. sp. Worker, holotype. Lateral view (A), incompletely drawn parts correspond to poorly visible body parts. Appendages ommitted. Full frontal view of the head (B).

Trunk robust. Pronotum convex in side view; its humeral angles bearing an obtuse, antero-lateral spine 0.16 mm long. Mesonotum as high as the pronotum anteriorly; its posterior third declivous. Promesonotal suture strongly impressed on the sides and faint on the dorsum. Anterior third of the propodeal dorsum slightly convex, the rest straight. Propodeal spines 0.60 mm long, as long as the basal face of the pronotum, directed slightly upwards and diverging backwards. Propodeal suture completely impressed. Legs stout.

Petiolar node with a subtriangular apex in profile. Postpetiole rounded in side view; its ventral face with an anterior, rounded process.

Gaster nearly round in dorsal view.

Sculpture: head with deep longitudinal rugulation frequently anastomising before the eyes and superimposed with strong, deep minute reticulation and feeble punctures. Mandibles with coarse longitudinal striae. Trunk with the same sculpture as the head; the rugulae on the anterior third of the pronotum and the propleurae transverse; weak and longitudinal on the higher pleural regions. Lower pleural regions reticulate only. Coxae, femora, tibiae, petiole, and postpetiole reticulo-punctate, the reticulation smaller and shallower than that of the head and trunk. Tarsi and distal half of the propodeal spines densely punctate. First gastric tergite covered by strong and deep minute reticulation, effaced and only superficially reticulo-punctate on the rest of the gaster.

Pilosity: body with abundant, long, thick, obtuse hairs disposed as follows: erect on the head, dorsum, pronotum, mesonotum, ventral face of the femora; suberect on the sides of the head and on the gaster; and appressed on the mandibles and on the dorsal face of the femora, tibiae and tarsi. Ventral face of the head and coxae with obtuse hairs slightly longer and finer than those on the dorsum, more abundant on the ventral face of the head than on the coxae. Antero-median border of the clypeus with 4 setae 0.24–0.28 mm long. Masticatory border of the mandibles with a row of 8–9 thick, obtuse hairs. Propodeal dorsum, petiole and postpetiole with the same hairs as the pronotum but rarer, on the propodeum also shorter. Meso- and metapleurae without hairs.

Colour: brown with lighter legs and posterior borders of the tergites.

As I already mentioned in the methods chapter, the antennae of this specimen are missing. In spite of the importance of this character in identifying myrmicine genera, I am still confident in the attribution of this specimen to the genus *Aphaenogaster* not only for its general habitus, but also for the following combination of characters: large size, head longer than broad, moderately abundant thick, obtuse hairs, mandibles triangular and not massive, metasternal process absent, promesonotal suture strongly impressed laterally, and propodeal suture impressed.

Relationships. – As already mentioned in the diagnosis, the unique character combination of this species is a pair of short spines on the humeral angles, the head without "neck", and long propodeal spines. *A. relicta* and its subspecies *epinotalis*, both described from Haiti, and some North American species (*A. albisetosa, A. cockerelli, A. macrospina, A. tennesseensis*) share with *praerelicta* the last two characters. Of these five Recent species, the Haitian *relicta relicta* and *relicta epinotalis* appear to be closer to *praerelicta* for their long propodeal spines and similarities in the integumental sculpture. Both these Recent taxa can be separated from *praerelicta* for the following important differences: pronotum with spines in *praerelicta* vs. pronotum without spines in *relicta* and *epinotalis;* frontal carinae with parallel sides in *praere-*

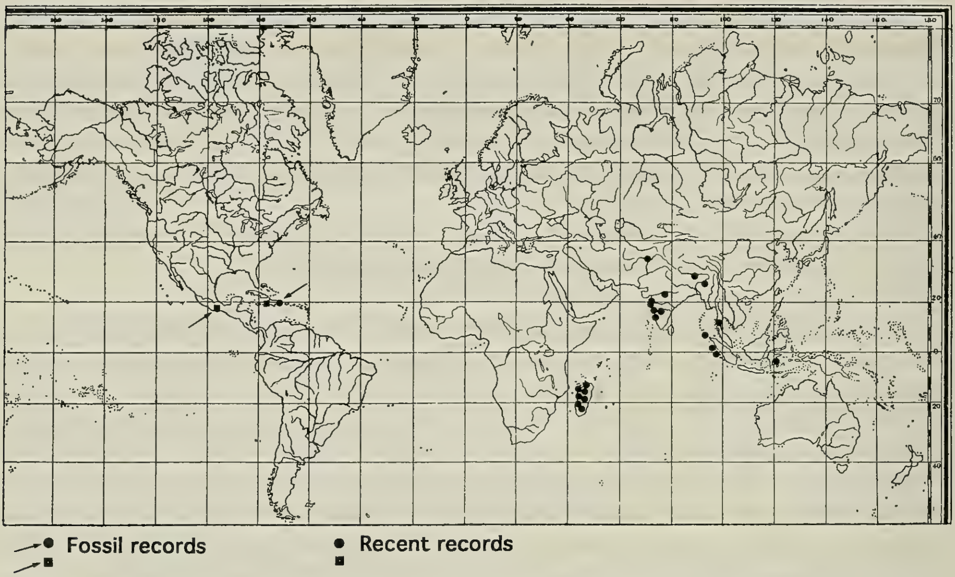


Fig. 5. Distribution of the closest extant *Aphaenogaster* species to the fossil species *amphioceanica* (dots) and *praerelicta* (squares).

licta vs. frontal carinae with rounded lobes in *relicta* and *epinotalis*; propodeal dorsum convex only anteriorly in *praerelicta* vs. propodeal dorsum convex on the whole surface in *relicta* and medially impressed in *epinotalis*; lower pleurae reticulate in *praerelicta* vs. coarsely reticulate-rugulose in *relicta* and *epinotalis.* In addition, *praerelicta* and *epinotalis* share straight propodeal spines which are curved downwards in *relicta.*

A. praerelicta differs from all known American species of *Aphaenogaster* by the presence of pronotal spines. *A. loriae* and *A. quadrispina* from New Guinea are the only Recent species exhibiting this character world-wide. Both New Guinean species differ from *praerelicta* by their head with a "neck", longer pronotal spines, more slender body, larger size, and faint sculpture. Because of these numerous differences, I consider the pronotal spines in the fossil and the two New Guinean species as convergent. Circumstantial evidence for this conclusion comes also from the fact that *A. sagei* FOREL from Himalaya has an anteriorly angulate pronotum, in spite of being morphologically very different from the other species discussed here. *Aphaenogaster praerelicta* is likely to represent a clade ancestral to the extant *relicta* from Hispaniola and indicates, as such, close relationships between the Mexican amber and the Recent Hispaniolan faunas.

4. Discussion

The Dominican *Aphaenogaster amphioceanica* shows a combination of rare characters to which I am inclined to attribute phylogenetic value. The most important of these is probably the presence of marginated antennal hollows to be found today only in some species of Madagascar, Hindustan, India, Burma, Sumatra, Celebes and in an undescribed species collected by BARONI URBANI in S. Bhutan. I have previously (DE ANDRADE, 1994) described a fossil *Anochetus* similar to *cato* from the Oceanian region. BARONI URBANI (1995) reports two Dominican *Pheidole* close to the Malayan *P. lokitae.* One of the two species described in this paper (*Aphaenogaster amphioceanica*) represents another example of faunal relationships between the Dominican amber and the Old World tropics, a distribution pattern recently reviewed by BARONI URBANI (1995). On the other hand, I do not claim close relationships between *praerelicta* and the Old World species, since it is likely that all these species share the presence of pronotal spines by symplesiomorphy because of their numerous differences in sculpture and head morphology. The distribution of the fossil species and their closer extant relatives is given in Fig. 5.

Two Recent *Aphaenogaster* species are known from Mexico (*ensifera* and *mexicana*) and one from the Caribbean islands (*A. relicta*) from Haiti. *A. praerelicta,* described in this paper from Mexican amber is very close to *relicta,* which because of its unique morphology had already been considered as an ancient insular relic by WHEELER & MANN (1914). *A. praerelicta,* however, differs from all known American species of *Aphaenogaster* by the presence of pronotal spines, a character which I regard as autapomorphic. The pronotal spines of the New Guinean *loriae* and *quadrispina* are likely to be convergent because of their important structural differences.

According to POINAR (1992) the age of the Mexican amber ranges between 22.5 to 26 Ma (Early Miocene-Late Oligocene), the age of Dominican amber between 15–40 Ma (Middle Miocene to the Oligocene-Eocene boundary) depending on the mine (ČEPEK in SCHLEE, 1990 and POINAR, 1992), and the Baltic amber (with three fossil *Aphaenogaster* species) between 35–50 Ma (Early Eocene-Early Oligocene). The age of all the other petrified fossil *Aphaenogaster* is Oligocene. We are forced to hypothesize, hence, that the migration/dispersal of the genus *Aphaenogaster* took place before that time, i. e. at least 40 Ma ago.

WARD (1992) observed a reduction in species number of Hispaniolan ants since amber times in the ant genus *Pseudomyrmex.* A similar phenomenon has been reported later by BARONI URBANI & DE ANDRADE (1994) for the tribe Dacetini and by DE ANDRADE (1994) for the subtribe Odontomachiti. Similarly, the genus *Paraponera* is known in Dominican amber but is absent in the Recent contemporary Antillean fauna (BARONI URBANI, 1994). All these phenomenona have been explained by intervening or changing insularity factors on Hispaniola. Although this explanation can account reasonably well for the extinction of *A. amphioceanica* from the contemporary Dominican fauna it explains less well the contrary phenomenon reported here for *A. relicta* and *praerelicta,* i. e. survival of the first on Hispaniola and extinction of the second on the Central American mainland.

5. Acknowledgements

I would like to express my warmest thanks to the following persons who helped in various ways during this work: Cesare Baroni Urbani for the suggestions and support through all the stages of the study; Dieter Schlee for the critical reading of the manuscript; Michel Brancucci for allowing free access to the collection of the Natural History Museum in Basel and Kevin Prier for his patience and improvements of the English. This research has been fully supported by grant No. 31-33689.92 from the National Science Foundation of Switzerland to C. Baroni Urbani.

6. References

ANDRADE, M. L. (DE). (1994): Fossil Odontomachiti ants from the Dominican Republic (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VII: Odontomachiti). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **199**: 1–28; Stuttgart.

BACHMAYER, F. (1960): Insektenreste aus den Congerienschichten (Pannon) von Brunn-Vösendorf (südl. von Wien) Niederösterreich. – Sitz.ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss., **169**: 11–16; Wien.

BARONI URBANI, C. (1994): The identity of the Dominican *Paraponera* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. V: Ponerinae, partim). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **197**: 1–9; Stuttgart.

– (1995): Invasion and extinction in the West Indian ant fauna revised: the example of *Pheidole* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VIII: Myrmicinae, partim). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **222**: 1–29; Stuttgart.

BARONI URBANI, C. & ANDRADE, M. L. (DE). (1994): First descriptions of fossil Dacetini ants with a critical analysis of the current classification of the tribe (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VI: Dacetini). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **198**: 1–65; Stuttgart.

BROWN, W. L., Jr. (1973): A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. – *In*: MEGGERS, B. J., AYENSU, E. S. & DUCKWORTH, W. D. (eds.): Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America, a Review. Pp. 161–185; Washington, D. C. (Smithsonian Institution Press).

CARPENTER, F. M. (1930): The fossil ants of North America. – Bull. Mus. comp. Zool., **70**: 1–66; Cambridge/Mass.

FUJIYAMA, I. (1970): Fossil insects from the Chôjabaru Formation, Iki Island, Japan. – Mem. nat. Sci. Mus. Tokyo, **3**: 64–74; Tokyo.

HEER, O. (1849): Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. II. – N. Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturwiss., **11**: 1–264; Zürich.

– (1867): Fossile Hymenopteren aus Oeningen und Radoboj. – N. Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturwiss., **22**: 1–42; Zürich.

MACKAY, W. P. (1992): Late quaternary ant fossils from packrat middens (Hymenoptera: Formicidae): implications for climatic change in the Chihuahuan Desert. – Psyche, **99**: 169–183; Cambridge/Mass.

MAYR, G. (1867): IV. Vorläufige Studien über die Radoboj-Formiciden in der Sammlung der k. k. geologischen Reichsanstalt. – Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt, **17**: 47–62; Wien.

– (1868): Die Ameisen des baltischen Bernsteins. – Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg, **1**: 1–102; Königsberg.

POINAR, G. O., Jr. (1992): Life in amber. 350 pp., 8 pls.; Stanford/California (Stanford University Press).

SCUDDER, S. H. (1877): The insects of the Tertiary beds at Quesnel. – Rep. Progr. geol. Surv. Canada, 1875–1876: 266–280; Ottawa.

SNELLING, R. R. (1981): The taxonomy and distribution of some North American *Pogonomyrmex* and descriptions of two new species (Hymenoptera: Formicidae). – Bull. Southern California Acad. Sci., **80**: 97–112; Los Angeles/California.

SCHLEE, D. (1990): Das Bernstein-Kabinett. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **28**: 1–100; Stuttgart.

TAYLOR, R. W. (1964): Taxonomy and parataxonomy of some fossil ants (Hymenoptera-Formicidae). – Psyche, **71**: 134–141; Cambridge/Mass.

THÉOBALD, N. (1937): Les insectes fossiles des terrains Oligocènes de France. – Bull. Soc. Sci. Nancy, **2**: 1–467; Nancy. – [1937a]

– (1937): Note complémentaire sur les insectes fossiles Oligocènes des gypses d' Aix-en-Provence. – Bull. Soc. Sci. Nancy, **6**: 157–178; Nancy. – [1937b]

WARD, P. S. (1992): Ants of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Dominican amber, with a synopsis of the extant Antillean species. – Psyche, **99**: 55–85; Cambridge/Mass.

WHEELER, W. M. (1915): The ants of the Baltic Amber. – Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg, **55**: 1–142; Leipzig & Berlin.

WHEELER, W. M. & MANN, W. M. (1914): The ants of Haiti. – Amer. Mus. nat. Hist., **33**: 1–61; New York.

Author's address:
Dipl.-Biol. M. L. de Andrade, Zoologisches Institut der Universität, Rheinsprung 9, CH-4051 Basel, Switzerland.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 224	22 pp., 1 pl., 10 figs., 6 tabs.	Stuttgart, 20. 3. 1995

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

The horses (Mammalia, Equidae) from the early Wuermian of Villa Seckendorff, Stuttgart-Bad Cannstatt, Germany

By Ann Forsten, Helsinki, and Reinhard Ziegler, Stuttgart

With 1 Plate, 10 Figures, 6 Tables

Summary

The horses of Villa Seckendorff, an early Wuermian fauna from Stuttgart-Bad Cannstatt, are presented. The bigger *Equus germanicus* is the most common large mammal species of the fauna. *Equus hydruntinus* is represented by one of the richest samples from Germany. By means of morphological and metrical comparisons with several European samples the relationships to these and closely related species are discussed. Both horses of Villa Seckendorff represent well-known species, often found in sympatry.

Zusammenfassung

Die Pferde der Villa Seckendorff, einer frühwürmzeitlichen Fauna aus Stuttgart-Bad Cannstatt, werden vorgestellt. Das größere *Equus germanicus* ist die häufigste Großsäugetierart der Fauna. *Equus hydruntinus* ist durch eine der umfangreichsten Stichproben aus Deutschland repräsentiert. Mittels morphologischer und metrischer Vergleiche mit vielen europäischen Stichproben werden die Beziehungen dieser und nahe verwandter Arten diskutiert. Beide Pferde von der Villa Seckendorff sind bekannte Arten, die oft sympatrisch vorkommen.

1. Introduction

History. – The Stuttgart area is well known for its Pleistocene fossiliferous sites. Quaternary paleontology has a nearly 300 years old tradition here. Thus, already in the year 1700 fossil remains were found near Uffkirche. Duke Eberhard Ludwig initiated excavations, which resulted in lots of bones and teeth of mammoth and other Wuermian large mammals.

The Pleistocene finds in the Stuttgart area mainly derive from two types of sediments: periglacial sediments, such as loesses, and interglacial travertines. The interglacial mammal faunas of Stuttgart all derive from travertines as side products of commercial travertine mining in quarries in Untertürkheim, Bad Cannstatt, and Münster, presently incorporated in greater Stuttgart. Close to the present level of the River Neckar are the Eemian travertines of Untertürkheim and Cannstatt-Ganz-

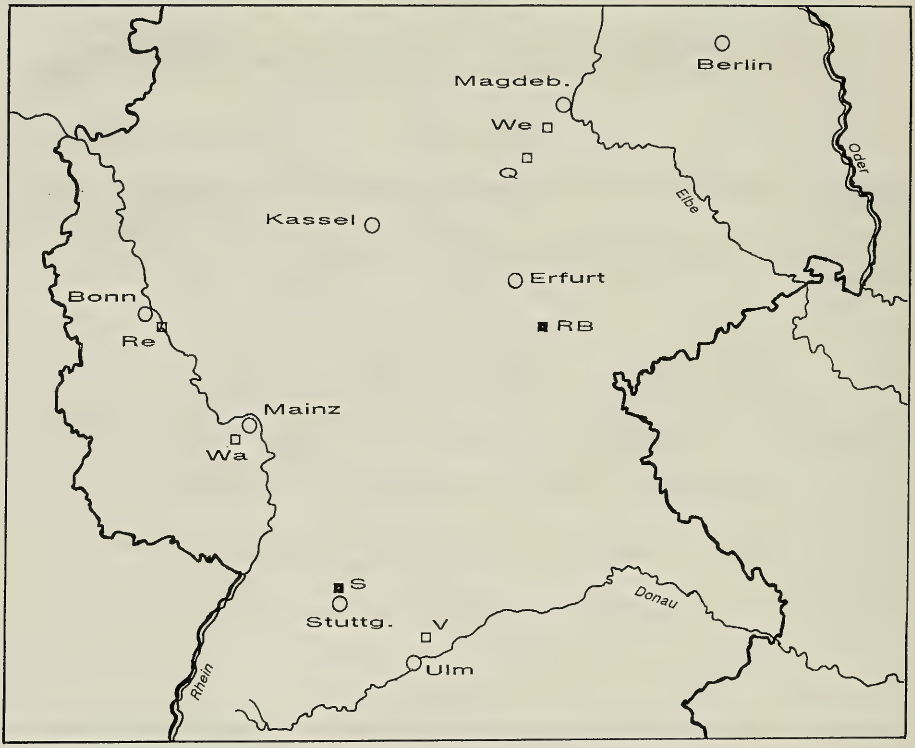


Fig. 1. Map of Germany with the equid sites treated in this volume. Empty squares: *Equus germanicus*; full squares: *Equus germanicus* and *Equus hydruntinus.*

hornstrasse, which have yielded faunas and human artifacts. The higher travertines, still exploited in quarries between Cannstatt and Münster, have yielded Holsteinian faunas and human artifacts.

In 1957, when excavating the foundation for an old people's home, the Villa Seckendorff on Freiligrathstrasse 3 in Bad Cannstatt, a fissure filling and a small cave in the karstic travertine were cut. The travertine dates from the Holsteinian (Reiff 1986, Table 2), but the fissure was filled only in the early Wuermian glacial (Reiff 1965, Adam 1966). A field campaign in the same year, initiated by the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, unearthened a rich fauna of small and large mammals, birds, and lower vertebrates in the fissure loam (for a list of the large mammals in the Seckendorff fauna, see Table 1). Hundreds of jaws and bones of mammoth, woolly rhino, horses, bison, aurochs, deer, and carnivores were found closely packed. Many bones were gnawed by cave hyaenas and Adam (1966) interpretes the site as a hyaena den. Reiff (1981) believes the broken bones of the large mammals to be the result of human activity. The small mammals, the herptiles and fish were evidently accumulated by owl pellets.

The micromammals from Seckendorff have been published by Koenigswald (1985) and the herptiles and fish by Böttcher (1994). In the present paper we report on the two species of horse. With an estimated 52 individuals, the horses constitute more than one third of the large mammal fauna. The sample of *Equus hydruntinus* Regalia is one of the largest from Germany.

Tab. 1. List of large mammals from Villa Seckendorff, with minimum number of individuals (MNI) based on most common element, all age groups.

Species	MNI (n)	%
Carnivora		
Canis lupus L.	8	5.6
Vulpes vulpes L.	5	3.6
Ursus arctos L.	1	0.7
Ursus spelaeus ROSENM. & HEINROTH	1	0.7
Mustela eversmanni L. s. *putorius* LESSON	1	0.7
Crocuta crocuta spelaea (GOLDFUSS)	16	11.6
Panthera leo spelaea (GOLDFUSS)	3	2.2
Proboscidea		
Mammuthus primigenius (BLUMENBACH)	8	5.8
Perissodactyla		
Equus germanicus NEHRING	43	31.2
Equus hydruntinus REGALIA	9	6.5
Coelodonta antiquitatis (BLUMENBACH)	8	5.8
Artiodactyla		
Megaloceros giganteus (BLUMENBACH)	4	2.9
Cervus elaphus L.	7	5.1
Rangifer tarandus (L.)	2	1.4
Capreolus capreolus (L.)	4	2.9
?Rupicapra rupicapra (L.)	1	0.7
Bos primigenius BOJANUS	18	13.0
Bison priscus ssp.	2	1.4

Biostratigraphy. – The age of the Seckendorff fauna is mainly based on the small mammals (KOENIGSWALD 1985). Already at a first glance their species composition reflects the late Pleistocene age of the assemblage, but only a few taxa allow a more precise age determination within the late Pleistocene. The relative enamel thickness of the molars of *Arvicola* clearly show their affiliation to the recent species *A. terrestris* (L.). Accordingly, the fauna cannot be earlier than the last glacial.

The early Wuermian faunas (> 30000 BP) are characterized by their diversity of large mammals. In the late Wuermian (< 20000 BP) of Southern Germany, *Crocuta* and *Megaloceros* disappeared and *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER & HEINROTH, *Mammuthus*, and *Coelodonta* became rare. The late Wuermian faunas also differ from the earlier ones in the dominance and derived evolutionary level of the collared lemming *Dicrostonyx*. The presence of the less derived subspecies *D. gulielmi rotundus* AGADJANIAN & KOENIGSWALD and the equal frequency of *Dicrostonyx* and *Lemmus* in the fauna of Seckendorff evince its early Wuermian age. In the mid-Wuermian, the small suslik, *Spermophilus citelloides* (KORMOS), present at Seckendorff, is replaced by the larger *S. superciliosus* (KAUP), the earliest record of which in Southern Germany dates from a. 40000 BP.

The early Wuermian is characterized by the appearance of steppe elements, such as *Cricetus cricetus major* (WOLDRICH), *Spermophilus citelloides*, *Lagurus lagurus* (PALLAS), *Allactaga major* (KERR), and *Hystrix vinogradovi* (ARGYROPULO). A classical fauna, comprising some of these elements, is Roter Berg, near Saalfeld, Germany (NEHRING 1880, STEHLIN & GRAZIOSI 1935). In the Seckendorff fauna, steppe elements occur together with typical glacial species, such as *Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Rangifer, Coelodonta* and *Mammuthus,* and with mountain taxa, such as *Marmota* and *Microtus nivalis* (MARTINS). The absence of *Cricetus* and *Lagurus* may be due to local ecological factors.

The Seckendorff fauna is probably slightly younger than the interstadials Saint-Germain I and II, corresponding to the Brörup and Odderade interstadials, dated > 69000, respectively 64000 and 60000 B.P. (WOILLARD & MOOK 1982), and between 110000–75000 B.P. (MANGERUD 1991, MENKE 1991), but no exact correlation is as yet possible.

Ecology. – In the Seckendorff fauna, mammalian species of a temperate character, such as *Clethrionomys, Apodemus,* and *Capreolus,* occur only in low numbers and thus do not reflect interglacial conditions. Typical arctic forms, represented by *Mammuthus, Coelodonta, Rangifer, Dicrostonyx,* and *Lemmus,* and the mountain taxa *Microtus nivalis* and *Marmota,* rather indicate a cold climate. *Allactaga major* and *Spermophilus citelloides* are dwellers of open ground in a steppic environment. The co-occurrence of arctic, mountain, and steppe elements is typical of the cold stages of the middle and late Pleistocene (STORCH 1969).

KOENIGSWALD (1985), on the basis of the micromammals, believes that the annual mean temperature may have been less than 0° C, resulting in permafrost conditions. The presence of moist biotopes, even open water, is demonstrated by such taxa as *Talpa, Arvicola, Lemmus,* and *Microtus oeconomus* (PALLAS). Permafrost conditions do not exclude open water, which may occur due to low temperatures and low evaporation.

The lower vertebrates (BÖTTCHER 1994) affirm the glacial character of the Seckendorff fauna, but some species cannot endure permafrost although they may withstand winter mean temperatures down to −16° C. The mean July temperature must have been a. 17° C, judging from the present northernmost distribution of these species, reflecting the lower limits of their reproduction. According to BÖTTCHER (1994), permafrost is not necessary to explain the co-existence of animals requiring moist, respectively arid, conditions, as open water occurs even in steppe environments. The Villa Seckendorff is situated in the transitional area between the Neckar valley with its moist pastures and the more arid altiplane of the Schmidener Feld. The fossil fauna may have been brought together by predators from different biotopes of the surroundings.

Aims and methods. – In this paper we want to analyse and to compare the horses from Seckendorff with similar finds from elsewhere in Europe. Fossil samples of horses are best compared using quantitative methods based on measurements of the teeth and skeleton. Before the comparisons, the samples have to be analysed for homogeneity, e.g. in scatter plots and frequency diagrams. The statistical parameters, particularly the mean, standard deviation (s.d.), and coefficient of variation (V), are calculated. For comparison of samples we used scatter plots with major axises and 95% equiprobability ellipses (DEFRIESE-GUSSENHOVEN 1955) and UPGMA (= unweighted pair-group method using arithmetic averages) phenograms (see SNEATH & SOKAL 1973). The ellipses, which give the confidence limits for the samples plotted, allow their direct statistical comparison. The phenograms are constructed using the Euclidean distance between the samples compared. As in all statistical comparisons the interpretation of the diagrams is tentative at best, when sample size is small, i. e. N < 25. For abbreviations of local samples used in the comparisons, see Table 2.

Tab. 2. Abbbreviations for local samples used in the comparisons.

Abbreviation	Locality
Caballoid horses	
B	Brundon Pit, UK
Et	Romania (data Samson 1975)
Hof	Hofstade I, Belgium (Germonpré 1994)
K12	Kostenki 12, Russia
K12I	Kostenki 12 I, Russia
K14	Kostenki 14, Russia
Ki	Kiskevely, Hungary
Q	Quedlinburg, Germany
RB	Roter Berg, Germany
Re	Remagen, Germany
S	Seckendorff, Germany
Sip	Sipka, Chechia
VV	Vogelherd layer V, Germany
VVII	Vogelherd layer VII, Germany
Wa	Wallertheim, Germany
We	Westeregeln, Germany
Wi	Willersin, Germany
Z	Zemst IIB, Belgium (Germonpré 1994)
Small caballoid horses	
J	Jaurens, France
Mz	Mezin, Russia (Belan 1985)
NU	North Ural, Russia
Pek	Pekarna, Czechia
PU	Pred-Ural, Russi
Sol	Solutré, France
ZU	Za-Ural, Russia
Equus hydruntinus	
Bin	Binagadi, Azerbaijan (Gadziev 1953)
D	Dorog, Hungary
E	Erd, Hungary
HB	Holodnaja Balka, The Crimea, Ukraina
Kop	Kopacine, Croatia
LV	Lunel-Viel, France (Bonifay 1993)
RB	Roter Berg, Germany
S	Seckendorff, Germany
SS	Staro Selje, Crimea, Ukraina

We measured the teeth and bones according to classical methodology, following mainly GROMOVA (1949, 1952). All measurements are given in cm, except in Fig. 9 where the logs are of measurements in mm to avoid negative values. Length and breadth of the teeth were measured both at the base (not 1 cm above) and at the occlusal surface excluding cement. In the latter case we did not differentiate wear classes, since coefficients of variation calculated on the total sample of a tooth category are normal for homogeneous samples (e.g. V's between 1–10), but we excluded the little worn M1–2 from the calculations because of their aberrant occlusal proportions. We pooled P^{3-4}, respectively P_{3-4}, and M^{1-2}, respectively M_{1-2}, since these tooth pairs cannot be objectively differentiated. The plication count is a single number per tooth to facilitate statistical handling of data. The plication count and protoconal length given in Tables 3 and 4 are calculated on P^3–M^2.

All the material from Villa Seckendorff is stored in the Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) under the catalogue-numbers: *Equus germanicus* 31362, 31428–464, 31466–481, 31483–489, 31491–596, 31598–610, 31622–683, 31687–719, 31723–738, 31740–745, 31750, 31753–974, 31980–987, 32069–72, 32240–242, 32249–252, 32262–263, 32351, 32493–32495, 32507–508, 32514–515, 32547–550, 32743–32745. *Equus hydruntinus* 31465, 31482, 31490, 31597, 31611–31621, 31684–31686, 31721–722, 31746–749, 31751–752, 31975–979, 32397, 32521–526, 32546.

Acknowledgements

Our sincere thanks are due to all colleagues in charge of collections studied and used here for comparison.

We are also indebted to Mrs. R. HARLING (SMNS) for taking the photos and to Dr. G. BLOOS for critically reading the manuscript.

2. Description of the horses and comparisons

Equus germanicus NEHRING
(Medium-sized to large caballoid horse)
Pl. 1, Figs. 1–2, Textfigs. 2–7, Tabs. 3, 4

Synonyms: *E. latipes* GROMOVA
E. transilvanicus TEODOREANU
E. remagenensis SKORKOWSKI
E. remagensis NOBIS

We compared the large caballoid horse from Villa Seckendorff with samples from Remagen, the type locality of *E. germanicus,* and from Quedlinburg, Westeregeln, Roter Berg, Wallertheim, and Vogelherd levels V and VII, all Germany, from whence *E. germanicus* has been referred to (NEHRING 1884, SCHMIDTGEN & WAGNER 1928, LEHMANN 1954). The age of these samples is believed to be Mousterian/early to mid-Wuermian (e.g. SCHMIDTGEN & WAGNER 1928, LEHMANN 1954). In addition we compared with samples of *E. transilvanicus* TEODOREANU (data SAMSON 1975, tables), Romania, *E. remagensis* NOBIS not SKORKOWSKI from Zemst IIB and *E.* cf. *remagensis* from Hofstade I (data GERMONPRÉ 1993, tables), Belgium, and *E. latipes* GROMOVA from the type locality Kostenki, Russia. While *E. transilvanicus* and *E. remagensis* are early Wuermian (SAMSON 1975: 243, GERMONPRÉ 1993), *E.* cf. *remagensis* is middle and *E. latipes* late Wuermian (GERMONPRÉ 1993, GRITCHUK 1984, MARKOVA 1984). We also compared with the mid-Wuermian sample from Sipka Cave (horizon II and without exact stratigraphic provenance), Czechia, identified as *E. germanicus* (MUSIL 1965).

From other parts of Europe have been described similarly medium-sized to large and robust horses. DAVID & PRAT (1962) described a new subspecies, *E. caballus piveteaui* (often referred to as a separate species, *E. piveteaui*) from the Mousterian of La Chaise, France. The referred MC III (DAVID & PRAT 1962, Pl. III) resembles those from Seckendorff, while the short and massive MC III of ”a typical *E. germanicus*“ from the same site falls just outside the 95% equiprobability ellipse calculated on the MC III from Seckendorff. Of the English sites, the sample from Brundon Pit, believed to be pre-last interglacial in age (CURRANT, pers. comm.), compares well with that from Seckendorff.

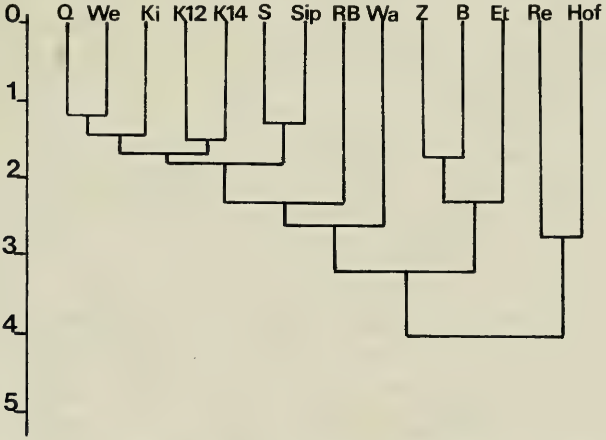


Fig. 2. *Equus germanicus*, a phenogram of UPGMA clustering constructed using 12 measurements on the metapodials of fourteen local samples. Scale to the left is in standard deviation (s.d.) units.

GERMONPRÉ (1993) reported on a large sample of *E. remagensis* from the early Wuermian of Zemst IIB, respectively of *E.* cf. *remagensis* from the mid-Wuermian of Hofstade I. While the Zemst horse is large, that from Hofstade is a smaller animal, only partly overlapping with that from Seckendorff. *Equus* cf. *remagensis* from Hofstade, in fact, is more similar in metapodial size and proportions to the hypodigm (type sample) of *germanicus* from Remagen, than is *E. remagensis* from Zemst II. The latter, together with the sample from Brundon Pit and *E. transilvanicus*, forms a group of large-limbed forms (Fig. 2: Z, B & Et). The Hofstade and Remagen samples cluster together as the smallest of the forms compared (Fig. 2: Re and Hof).

As for former Yugoslavia, FORSTEN (1990) referred the dental sample from the late Wuermian of Sandalja II Cave, Croatia, to *E. germanicus* and to this species probably also belong the samples from the Wuerm I of Mala and Velika Klicevica Caves (Benkovac). The early Mousterian horses from the quarry "Siporex“ (Pula) and Crvena Stijena Cave (Montenegro) belong to larger forms. The Hungarian Mousterian and early Wuermian horses are larger and more massive than that from Seckendorff; only in the late Wuermian, e.g. from Kiskevely Cave (Solutréan-Magdalenian; MOTTL 1941), did they attain the size of *E. germanicus* (Fig. 2: Ki).

The compared samples are not identical: Roter Berg differs in having relatively long MT III and phalanx I, while the metapodials from the two neighbouring localities Westeregeln and Quedlinburg are short and massive (Figs. 3, 4: RB, resp. We and Q). Unfortunately the hypodigm from Remagen is rather marginal because of the small size of the horse; in the phenograms (Figs. 2, 5, 6: Re) the sample from Remagen joins the others as the last one. This may partly be due to small sample size and chance fluctuations. In a large, homogeneous sample the observations cluster around the mean, while in the calculations based on a small sample aberrant specimens get unmerited weight. In addition, some of the samples (Remagen, Quedlinburg, Westeregeln) seem to be heterogeneous, comprising a small ?caballoid horse together with the larger *E. germanicus* and the morphologically distinct *E. hydruntinus.* Inadvertent inclusion of such small specimens in the calculations may reduce the sample means.

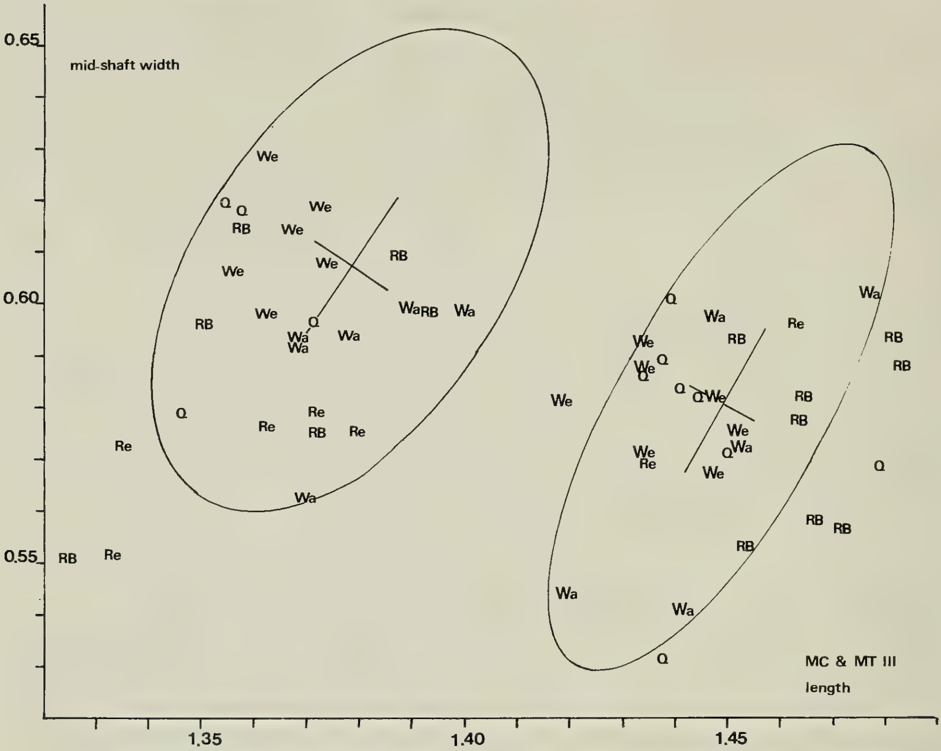


Fig. 3. *Equus germanicus*, metapodial mid-shaft (least) width plotted to total length in local samples. 95% equiprobability ellipses calculated on the material from Seckendorff. Logarithmic data.

Possibly partly for the reasons mentioned, the large samples from the late Wuermian of Kostenki, compared for 14 limb-bone measurements, are more similar to that from Seckendorff than are the contemporaneous ones from Germany (Fig. 5: S, K12, K12I, K14), in spite of a difference in both time and space. Compared for 12 metapodial measurements, the sample from Seckendorff resembles the one from the mid-Wuermian horizon II of Sipka (Fig. 2: S and Sip) and compared for 18 dental measurements it resembles the sample from the mid-Wuermian of Vogelherd V, rather than the early Wuermian one from Vogelherd VII (Fig. 6: S, VV, VVII). This should not be interpreted as indicating a mid- or late Wuermian age of the Seckendorff horse, but should caution against the indiscriminate use of the size (and the proportions, contra Nobis 1981) of fossil horses as stratigraphic markers.

In a wider geograhic context (Fig. 7) Seckendorff, compared for 12 limb-bone variables, clearly belongs in a group of medium-sized to large *germanicus*-horses, distinct from a group of smaller forms typified by the horse from Solutré, France, called *E. caballus gallicus* Prat.

The cheek teeth of all these horses are caballoid with the typical U-shaped inner valley between the metaconid and metastylid of the lowers. Many morphological characters of the cheek teeth are functions of wear: e.g. the development of the pli caballin, although it disappears sooner in the molars than in the premolars; the postfossette in M^3 opening through the hypoconal groove, in later wear becoming iso-

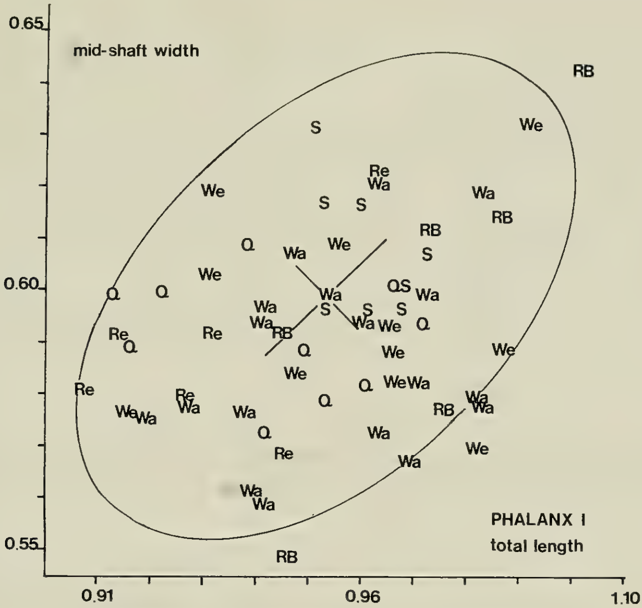


Fig. 4. *Equus germanicus*, Phalanx I mid-shaft (least) width plotted to total length in some local samples. 95% equiprobability ellipse calculated on the sample from Kostenki 12. Logarithmic data.

lated, either including the groove or leaving the groove as an isolated hypoconal lake; the depth of the ectoflexid in the lower molars, often shallow in the little worn teeth but in the worn ones reaching all the way into the double knot; and the development of the "protostylid" plication in P_2. Especially in the upper premolars the hypocone may be lingually indented and there is a strong pli hypostyle overhanging the hypoconal groove. The labial styles are mostly grooved in the upper premolars, often simple in the molars.

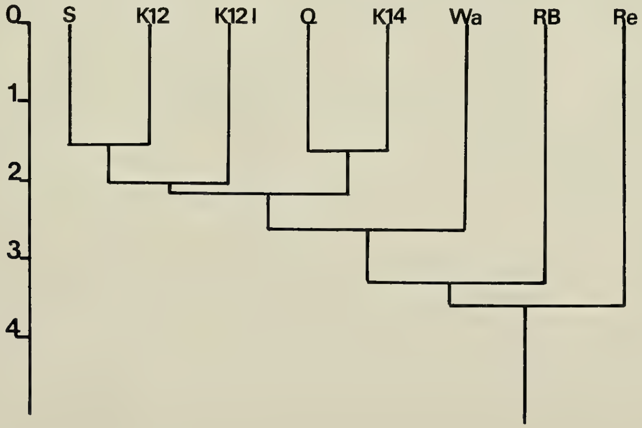


Fig. 5. *Equus germanicus*, a phenogram of UPGMA clustering constructed using 14 measurements on the limb bones in eight local samples. Scale to the left is in s.d. units.

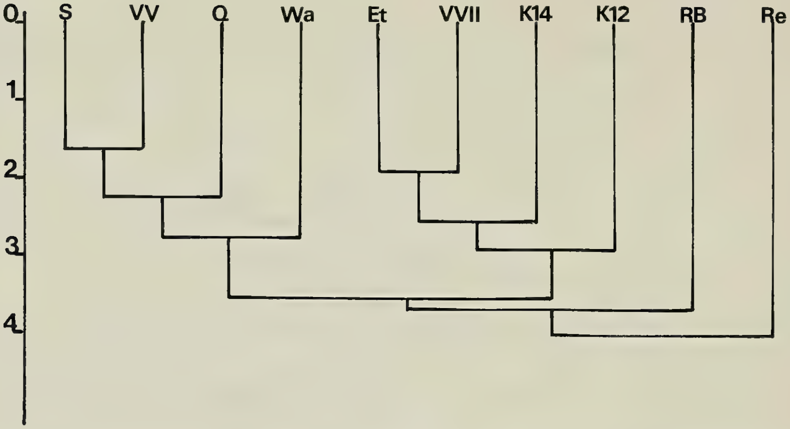

0
1
2
3
4
S
VV
Q
Wa
Et
VVII
K14
K12
RB
Re

Fig. 6. *Equus germanicus*, a phenogram of UPGMA clustering constructed using 18 dental occlusal measurements of ten local samples. Scale to the left is in s.d. units.

Nehring (1884), in his study of the German Ice Age horses, designated the horses from Remagen, Thiede, and Westeregeln as *Equus caballus fossilis* var. *germanicus* sive *robusta*, characterized as medium-sized and thick-set. He stressed its similarity with Franck's "heavy occidental type" and *E. caballus germanicus* of Sanson and believed it to be the ancestor of these varieties of the domestic horse. The name *E.*

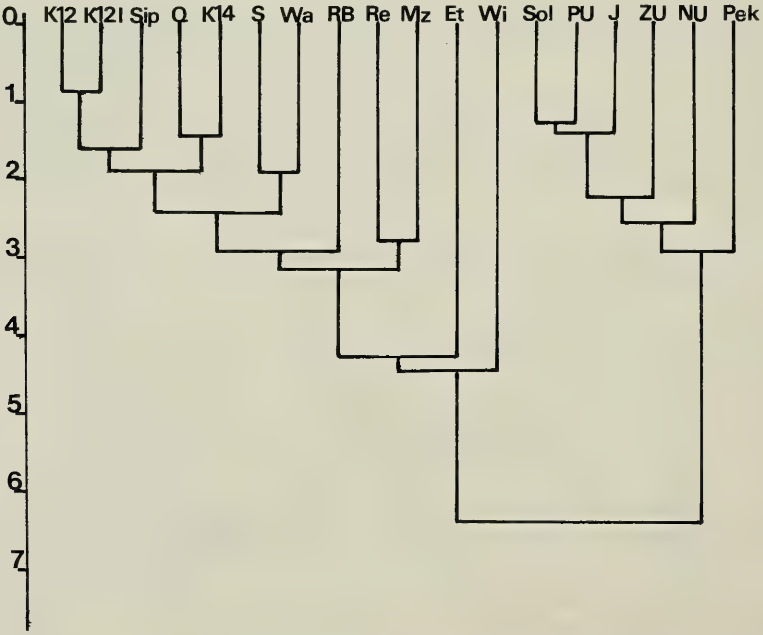

0
1
2
3
4
5
6
7
K12
K12I
Sip
Q
K14
S
Wa
RB
Re
Mz
Et
Wi
Sol
PU
J
ZU
NU
Pek

Fig. 7. Caballoid horses, a phenogram of UPGMA clustering constructed using 12 limb bone measurements of eighteen samples of the late Pleistocene. Scale to the left is in s.d. units.

germanicus as of Nehring (1884) occurs for the first time in Wüst (1900, see Lehmann 1954), although Nehring did not use the binominal. According to Reichenau (1915), Nehring (1884, foot note on p. 100) explicitely designated a skull of an a. 10 year-old female animal from the loess of Remagen as *E. caballus* var. *germanicus*. This is not correct. Although Nehring's description and figures are adequate, he did not designate a holotype, nor a type locality.

Skorkowski (1938, cited in Thenius 1966) considered the name *E. germanicus* preoccupied by *E. caballus germanicus* Sanson 1869, and proposed in its stead the name *E. remagenensis* for the horse from Remagen. Nobis (1971) erroneously renamed it *E. remagensis*. The name *E. germanicus* cannot be considered validly preoccupied, since Sanson named a breed or variety of domestic horse. Breeds or varieties of domestic animals are not formally named. Thus *E. germanicus* Nehring is available and valid for the Wuermian horse and has often been used as such in the literature. Skorkowski's name *remagenensis* and Nobis' *remagensis* are junior synonyms. The female skull from Unkelstein near Remagen (Berlin MB 1972.31.86; Nehring 1884, Taf. 5, figs. 1, 2) is the lectotype (not holotype, contra Musil 1969) of the species. In the collections, e.g. in the Berlin Humboldt Museum, the name *E. adamiticus* Schlotheim 1820 occurs. That name appears, in fact, to have priority over *germanicus*, but has been little used in the literature and is a nomen nudum; it can therefore be ignored.

Tab. 3. *Equus germanicus,* dental occlusal measurements excluding cement.

Variable	n	Mean ± mean error	s.d.
P^2			
length	18	3.80 ± 0.04	0.151
breadth	18	2.49 ± 0.04	0.187
P^{3-4}			
length	47	2.98 ± 0.02	0.162
breadth	47	2.84 ± 0.02	0.128
M^{1-2}			
length	50	2.62 ± 0.02	0.129
breadth	49	2.67 ± 0.02	0.116
M^3			
length	17	2.84 ± 0.05	0.209
breadth	16	2.26 ± 0.02	0.093
P^3-M^2			
protocone l.	100	1.30 ± 0.01	0.125
plicat. count	92	7,00 ± 0.31	2.99
P_2			
length	14	3.36 ± 0.03	0.108
breadth	14	1.52 ± 0.02	0.084
P_{3-4}			
length	29	2.87 ± 0.03	0.164
breadth	29	1.63 ± 0.02	0.117
M_{1-2}			
length	17	2.75 ± 0.03	0.124
breadth	16	1.46 ± 0.01	0.051
M_3			
length	9	3.16 ± 0.02	0.065
breadth	10	1.32 ± 0.02	0.064

Although the name *E. germanicus*, thus, is formally valid, the question is: does it signify a biologically valid entity and how to delimit this entity from earlier and later ones?

Musil (1975, Fig. 4) believed that *E. germanicus* descended through decrease in body size from the larger *E. taubachensis* Freudenberg of Taubach (Eemian interglacial) and Ehringsdorf (Saale glacial), Germany. Nobis (1971) described the large *E. achenheimensis* from the Saalian glacial horizon of Achenheim, France, and believed it to have given rise, through decrease in size, to the smaller *E. germanicus* (*E. remagensis* in Nobis' terminology) in the younger horizons of the loess sequence of this site. Neither Musil (1975), nor Nobis (1971), gave characters other than size to distinguish the ancestral and descendant species.

The caballoid horses of Eurasia, to which the taxa discussed belong, did indeed decrease in body size with time (Sickenberg 1962, Musil 1977, Fig. 3), but size decrease can seldom be traced in a continuous local sequence, e.g. in a cave. In addition, horses of different size and proportions, but of similar morphology, occur at the same time in different parts of Eurasia, even in Europe as evident above. Thus size decrease appears to have been mainly a geographic phenomenon, not necessarily denoting specific differentiation. On the other hand, at a number of sites two horses, differing in size, seem to occur sympatrically (Musil 1962), indicating true specific differentiation (for alternative explanations, see Forsten 1993).

Sympatry is the only direct evidence for specific differentiation. In addition there is indirect evidence from studies on the mitochondrial-DNA of the extant species of *Equus*. These studies indicate that the living *E. caballus L.* (including *E. przewalskii* Poljakoff) branched off from the latest common ancestor as recently as a. 240000 BP (George & Ryder 1986), although caballoid horses have existed for nearly 1 M years. Caballoids older than a. 240000 years evidently belong to different, ?ancestral, species. To discriminate different fossil species, paleontologists have only the preserved morphology to go by, but in the exceedingly homogeneous caballoid horses, morphology is not diagnostic. Forsten (1988) suggested that among fossil caballoids possibly three taxa succeeded and partly overlapped with one another, but that they can be discriminated only arbitrarily, using metapodial distal articular breadth as a criterion. Due to transgression of body size, there are no hard and fast size limits between the mainly middle Pleistocene large caballoid (*E. mosbachensis* Reichenau), the mainly Eemian interglacial to Wuermian medium-sized to large one (*E. germanicus*), and the Wuermian medium-sized to small *E. caballus* (*E. ferus* Boddaert of authors). The lack of clear differences in morphology and size is reflected in the common use of subspecific names for these categories, e.g. *E. caballus mosbachensis* and *E. c. germanicus*.

The origin of *E. germanicus* is probably to be sought in the large caballoids of the middle and early late Pleistocene, variously called *E. achenheimensis, E. taubachensis, E. steinheimensis* Reichenau, *E. chosaricus* Gromova, *E. insulidens* Samson and *E. mosbachensis* Reich. – *abeli* Antonius. It is uncertain whether these "species" can be differentiated from one another. The myth about the archaism and alledgedly short protocone of the teeth of *E. steinheimensis* should be put to death: the cheek teeth in the sample from Steinheim are fully caballoid and the mean protoconal length is 1.40 cm, which is comparable with other caballoids of equal size. It is also uncertain whether *E. latipes* (originally *E. caballus latipes*) and *E. transilvanicus* can be differentiated from *E. germanicus*. *E. latipes* seems to be an East

Tab. 4. *Equus germanicus,* limb bone measurements.

Variable	n	Mean ± mean error	s.d.
Mc III			
length	34	23.86 ± 0.14	0.809
prox. br.	41	5.56 ± 0.04	0.273
prox. diameter	32	3.70 ± 0.04	0.211
dist. art. br.	38	5.44 ± 0.03	0.212
protuber. br.	36	5.29 ± 0.04	0.231
mid-shaft br.	29	4.03 ± 0.03	0.187
Mt III			
length	27	28.15 ± 0.15	0.769
prox. br.	32	5.54 ± 0.05	0.266
prox. diameter	26	4.89 ± 0.05	0.250
dist. art. br.	25	5.50 ± 0.04	0.164
protuber. br.	27	5.39 ± 0.04	0.233
mid-shaft br.	26	3.80 ± 0.04	0.188
Phalanx I			
total length	7	9.14 ± 0.07	0.181
mid-shaft br.	9	4.01 ± 0.06	0.165
Phalanx II			
total length	3	5.32 ± 0.09	0.157
mid-shaft br.	2	4.85	
Astragalus			
dist. art. br.	26	5.63 ± 0.05	0.235
lat. heigth	26	6.48 ± 0.05	0.230
Calcaneum			
height	2	11.72	
tuber a.-p.	10	4.94 ± 0.05	0.157

European vicar of *E. germanicus. E. transilvanicus,* based on material from different Romanian localities, intermediates between the larger middle and smaller late Pleistocene caballoids.

We believe that the caballoid horse from Seckendorff is a rather typical *E. germanicus,* although it is not identical with the type form from Remagen, being larger than the latter.

Equus hydruntinus REGALIA

(Small stenonid horse, not ass)

Pl. 1, Figs. 3–4, Textfigs. 8–10, Tabs. 5, 6

This little stenonid horse is well represented from Villa Seckendorff. The teeth and bones are typical of the species as often described from Europe, the Middle East, the Crimea, and the Caucasus. Primitive features of the upper cheek teeth are the deep postprotoconal groove, ± reaching the prefossette; a faint, soon obliterated pli caballin; the protocone with its short anterior heel; and in the lower molars the small, rounded metaconid and metastylid and ectoflexid reaching all the way into the double knot. In one exceptional specimen from Seckendorff (a lower tooth row, SMNS 31611, see pl. 1, fig. 3) M_2 and M_3 have a shallow ectoflexid. A shallow ectoflexid occurs rarely in *E. hydruntinus*; it can be observed in some lower molars from Roter Berg (The Berlin Humboldt Museum, without numbers, Tübingen Geol. Inst., 1455e), in an M_{1-2} from Lavison and M_3 from La Grotte des Feés and Fontar-

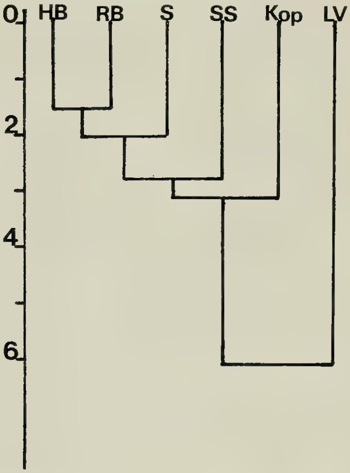


Fig. 8. *Equus hydruntinus*, a phenogram of UPGMA clustering constructed using 18 dental occlusal measurements of six local samples. Scale to the left is in s.d. units.

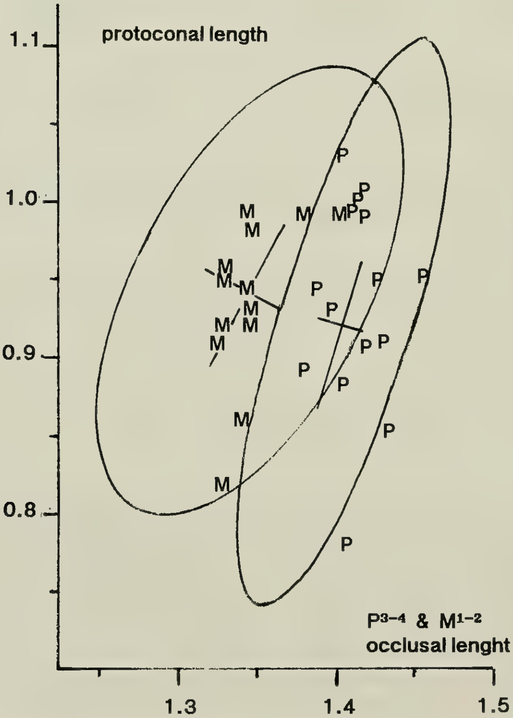


Fig. 9. *Equus hydruntinus*, protoconal length plotted to dental occlusal length in M^{1-2}, resp. P^{3-4}. 95% equiprobability ellipses calculated on the sample from Roter Berg. Logarithmic data.

naud (PRAT 1968, Figs. 91: 2, 94: 11, 96: 16). Usually, but not always, these specimens are little worn. In the lower tooth row SMNS 31611 all the incisors have an infundibulum, although occasionally absent in I_3 (STEHLIN & GRAZIOSI 1935).

We compared the teeth and bones of *E. hydruntinus* from Seckendorff with other samples of the species. Six local samples, i.e. Lunel-Viel, France (data BONIFAY 1991, tables and figures), Holodnaja Balka and Staroselje, the Crimea, Kopacine, Croatia, Roter Berg and Seckendorff, Germany, were compared for 18 dental occlusal measurements in a phenogram (Fig.8). Lunel-Viel is the oldest sample (Holsteinian), Roter Berg early Wuermian, Holodnaja Balka and Staroselje Wuermian, and Kopacine Neolithic. The sample from Lunel-Viel differs from the others at a 6 standard deviation level because of the great occlusal breadth of the teeth, probably due to inclusion of the cement in the measurements. Compared for protoconal length to dental occlusal length, the teeth from Seckendorff correspond well to those from Roter Berg (Fig. 9: 95% equiprobability ellipses drawn for the sample from Roter Berg).

Six local samples, i.e. Lunel-Viel (data BONIFAY 1991, tables), Seckendorff and Roter Berg (data partly from STEHLIN & GRAZIOSI 1935), Dorog and Erd, Mousterian of Hungary, and Binagadi, Mousterian (?) of Azerbaijan (data GADZIEV 1953, tables), were compared for 12 metapodial measurements (Fig. 10). Here the sample from Lunel-Viel, although dentally large, stands out for the small size of its bones, which has earned it the subspecific name *Equus hydruntinus minor* BONIFAY. The

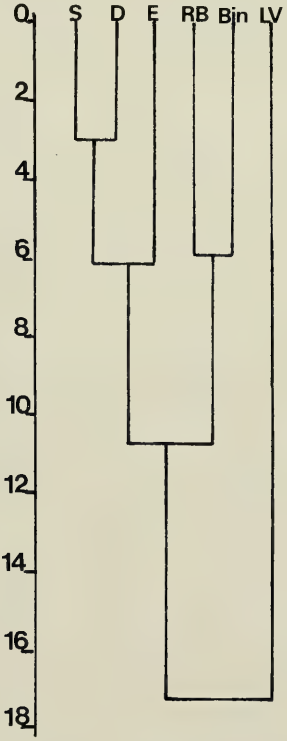


Fig. 10. *Equus hydruntinus*, a phenogram of UPGMA clustering constructed using 12 limb bone measurements in six local samples. Scale to the left is in s.d. units of measures in mm.

sample from Seckendorff resembles the rather large forms from Hungary. *E. hydruntinus* from the early Wuermian of Romania, called *Equus hydruntinus danubiensis* by SAMSON (1975) and believed to be unusually large, is of uncertain validity as a separate taxon. With the exception of some ?early, skeletally small forms, most *E. hydruntinus* were of similar size.

The ecological character of *E. hydruntinus* has often been discussed (GROMOVA 1949, PRAT 1968). Authors regard it as an inhabitant of temperate, arid and stony areas. This opinion is influenced by the notion that the slender-legged and hypsodont *E. hydruntinus* is an ass, related to the African and Asiatic asses. However, molecularly the extant asses are no more closely related to one another than are asses and zebras (GEORGE & RYDER 1986). Also, on dental evidence, *E. hydruntinus* does not appear to be closely related to the extant asses (EISENMANN & PATOU 1980). Its ecological preferences, therefore, must be judged on the basis of the faunas in which it occurs. Although present in temperate faunas, *E. hydruntinus* also occurs in cool to cold faunas (PRAT 1968, DELPECH 1984). Since *E. hydruntinus* is almost always rare when present, irrespective of the climatic character of the assemblage, its absence in a fossil sample cannot be taken as evidence for its absence in the fauna sampled.

Tab. 5. *Equus hydruntinus*, dental occlusal measurements excluding cement.

Variable	n	Mean ± mean error	s.d.
P^2			
length	5	3.12 ± 0.07	0.153
breadth	6	2.27 ± 0.03	0.084
P^{3-4}			
length	15	2.61 ± 0.03	0.126
breadth	15	2.35 ± 0.03	0.120
M^{1-2}			
length	13	2.23 ± 0.03	0.113
breadth	10	2.14 ± 0.03	0.095
M^3			
length	8	2.25 ± 0.04	0.102
breadth	8	1.86 ± 0.04	0.123
P^3-M^2			
protocone l.	30	0.89 ± 0.02	0.126
plicat. count	29	6.98 ± 0.43	2.330
P_2			
length	2	2.72	
breadth	1	1.27	
P_{3-4}			
length	6	2.46 ± 0.02	0.057
breadth	6	1.38 ± 0.03	0.068
M_{1-2}			
length	9	2.25 ± 0.04	0.125
breadth	9	1.23 ± 0.01	0.031
M_3			
length	1	2.62	
breadth	1	1.16	

Tab. 6. *Equus hydruntinus,* limb bone measurements.

Variable	n	Mean ± mean error	s.d.
Mc III			
length	2	22.35	
prox. br.	2	4.28	
prox. diameter	2	2.95	
dist. art. br.	2	3.94	
protuber. br.	2	3.94	
mid-shaft br.	2	2.87	
Mt III			
length	7	26.51 ± 0.18	0.487
prox. br.	7	4.25 ± 0.08	0.205
prox. diameter	7	3.74 ± 0.08	0.214
dist. art. br.	7	3.88 ± 0.04	0.111
protuber. br.	7	3.96 ± 0.04	0.113
mid-shaft br.	7	2.83 ± 0.06	0.147
Phalanx I			
total length	1	7.92	
mid-shaft br.	1	2.47	
Phalanx II			
total length	1	4.27	
mid-shaft br.	1	3.41	
Astragalus			
dist. art. br.	1	4.39	
lat. height	1	5.11	

3. Conclusions

The horse sample from Villa Seckendorff seems to be drawn from two homogeneous populations, representing two species, probably reflecting a short time of deposition of the fossil fauna. A number of faunas of approximately the same age comprise specimens of a third horse taxon. This is the case with the faunas of Remagen, Quedlinburg, Westeregeln, and Wallertheim. These fossil materials may not have been excavated under strict stratigraphic control and may span a considerable time, therefore heterogeneity of the samples is not surprising. On the other hand, Musil (1962) showed that there clearly are two sympatric caballoid horses in the late Wuermian of Sveduv Stul, Czechia.

The two horses from Seckendorff represent well-known species, often found in sympatry (e.g. at Westeregeln, Roter Berg and Wallertheim). *Equus hydruntinus* is present in Europe since at least the Holsteinian, possibly even since the Cromerian (Malez & al. 1992). A find from Kazakhstan is said to be Mindelian (Hisarova 1963) and a small calcaneum (Mainz Museum 1949/149) from Mosbach may represent this species from the same time in Europe. The early occurrence of *Equus germanicus* is uncertain due to the lack of characters discriminating this species from earlier caballoid forms. Neither species, thus, is stratigraphically useful.

The horses do not add anything significantly new, neither to the age of the fauna, nor to its ecology. The caballoid horses, including *E. germanicus,* seem to have been ecologically ubiquitous and that appears to be true also for *E. hydruntinus*, the almost constant companion of the former.

4. References

Adam, K. D. (1966): Quartärforschung am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **167**: 14 pp., 6 pls., 10 figs., 4 tabs.; Stuttgart.

Belan, N. G. (1985): Pozdneplejstozenovaja shirokopalaja loshad' bassejna Desny. – Trudy zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, **131**: 50–63, 1 pl., 3 figs., 4 tabs.; Leningrad. – [Russian]

Bonifay, M.-F. (1991): *Equus hydruntinus* Regalia *minor* n.ssp. from the caves of Lunel-Viel (Herault, France). – *In*: Meadows R. H. & H.-P. Uerpmann (eds.): Equids in the ancient World, Vol. II. – Beih. Tübinger Atlas des Vorderen Orients, A, **19/2**: 178–216, 1 pl., 16 figs., 15 tabs.; Wiesbaden (Dr. Ludwig Reichert).

Böttcher, R. (1994): Niedere Wirbeltiere (Fische, Amphibien, Reptilien) aus dem Quartär von Stuttgart. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **215**: 75 pp., 6 pls., 11 figs., 1 tab.; Stuttgart.

David, P. & F. Prat (1962): Sur la présence d'un cheval de grande taille dans certains horizons moustériens de la station de la Chaise de Vouthon (Charente). – Bull. et Mém. Soc. Archaeol. Hist. Charente **1961–62**: 63–82, 3 pls., 5 tabs.; Angoulême.

Defriese-Gussenhoven, E. (1955): Ellipses equiprobables et taux d'éloignement en biometrie. – Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., **31/26**: 31 pp., 8 figs., 2 tabs.; Bruxelles.

Delpech, F. (1984): Les ongulés en Périgord et nord-ouest du Quercy durant le Würm III. Chronoclimatologie, paléobiogéographie, palethnologie. – Geobios, **17/5**: 531–548, 1 fig., 4 tabs.; Lyon.

Eisenmann, V. & M. Patou (1980): La faune de la Grotte de Felines-Termenes (Aude). Résultats préliminaires et étude détaillée des restes d'*Equus hydruntinus* (Mammalia, Perissodactyla). – Anthropologie, **84**: 633–649, 8 pls., 7 figs., 4 tabs.; Paris.

Forsten, A. (1988): The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. – J. Anim. Breed. Gen., **105**: 161–176, 6 figs.; Hamburg & Berlin.

– (1990): Dental size trends in an equid sample from the Sandalja II Cave of northwestern Yugoslavia. – Paläont. Z., **64**: 153–169, 4 figs., 2 tabs.; Stuttgart.

– (1993): Size decrease in late Pleistocene-Holocene caballoid horses (Genus *Equus*), intra- or interspecific evolution? A discussion of alternatives. – Quaternary International, **19**: 71–75, 2 figs.; London.

Gadziev, V. G. (1953): Binagadskij iskopaemyj osel *Equus* cf. *hidruntinus* (sic!) Reg. – In [ ]: "Binagadskoe mestonahoshdenie cetverticnoj fauny i flory". Pp. 5–156; Baku (Akademii Nauk Azerbajanskoj SSR). – [Russian]

George, M., Jr. & O. A. Ryder (1986): Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus*. – Mol. Biol. Evol., **3**: 535–546, 4 figs., 3 tabs.; Chicago.

Germonpré, M. (1993): Osteometric data on Late Pleistocene mammals from the Flemish Valley, Belgium. – Studiedocumenten Koninkl. Belgish Inst. Natuurwetensch., **72**: 3–135, 175 tabs.; Brussel.

Gritchuk, V. P. (1984): Late Pleistocene vegetation history. – In: Velichko, A. A. (ed.): Late Quaternary Environments of the Soviet Union. Pp.155–178; London (Longman).

Gromova, V. (1949): Istorija loshadej (Roda *Equus*) v Starom Svete, Cast I & II. – Trudy paleontol. Instituta, Akad. Nauk. SSSR, **17**, vyp. 1: 374 pp., 8 pls., 53 figs., appendix with tabs.; 2: 162 pp., 15 figs., 30 tabs.; Moskva. – [Russian]

– (1952): Gippariony (Rod. *Hipparion*). – Trudy paleontol. Inst., Akad. Nauk. SSSR, **36**: 475 pp., 13 pls., 54 figs., 136 tabs.; Moskva. – [Russian]

Hisarova, G.D. (1963): Iskopaemye kosti mlekopitaushih is Koshkurganskogo grifona (ushnyj Kazahstan). – Materialy po istorii fauny i flory Kazahstana, **4**: 42–57; Alma-Ata. – [Russian]

Koenigswald, W. v. (1985): Die Kleinsäuger aus der *Allactaga*-Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt aus dem frühen letzten Glazial. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **110**: 40 pp., 2 pls., 39 figs.; Stuttgart.

Lehmann, U. (1954): Die Fauna des „Vogelherds“ bei Stetten ob Lontal (Württemberg). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **99/1**: 33–146, pls. 4–7, 7 figs.; Stuttgart.

Malez, M., A. Forsten & J. Lenardic (1992): Fossil horses (Mammalia, Equidae) from the bone breccias of Croatia, northern Balcan. – Paläont. Z., **66**: 369–385, 11 figs., 2 tabs.; Stuttgart.

MANGERUD, J. (1991): The Scandinavian Ice Sheet through the last interglacial/glacial cycle. – *In*: FRENZEL, B. (ed.): Klimageschichtliche Probleme der letzten 130000 Jahre. Pp. 307–330, 8 figs.; Stuttgart & New York (Gustav Fischer).

MARKOVA, A. K. (1984): Late Pleistocene mammal fauna of the Russian Plain. – *In*: VELICHKO, A. A. (ed.): Late Quaternary Environments of the Soviet Union. Pp. 209–218; London (Longman).

MENKE, B. (1991): Zur stratigraphischen Stellung der ältesten Weichsel-Moränen in Schleswig-Holstein. – *In*: FRENZEL, B. (ed.): Klimageschichtliche Probleme der letzten 130000 Jahre. Pp. 343–351, 3 figs.; Stuttgart & New York (Gustav Fischer).

MOTTL, M. (1941): Az interglaciálisok és interstadiálisok a magyarországi emlösfauna tükrében. – Ann. Mag. Kir Föld. Intéz. Évi Jelent., **1941**: 5–32; Budapest. – [Hungarian]

MUSIL, R. (1962): Die Höhle „Svéduv Stul“, ein typischer Höhlenhyänenhorst. – Anthropos, **13**: 9–297, 22 pls., 7 figs., 54 tabs.; Brno. – [German summary]

– (1965): Wertung der früheren paläontologischen Funde aus der Sipka-Höhle. – Anthropos, **17**: 132–134; Brno.

– (1969): Die Pferde aus der Pekarna-Höhle. – Z. Tierzücht. Züchtungsbiol., **86**/2: 147–193, 2 figs., 44 tabs.; Berlin & Hamburg.

– (1975): Die Equiden aus dem Travertin von Ehringsdorf. – Abh. zentr. geol. Inst., **23**: 265–335, pls. 24–26, 4 figs., 28 tabs; Berlin.

– (1977): Die Equidenreste aus den Travertinen von Taubach. – Quartärpaläontologie, **2**: 237–264, 3 figs., 11 tabs.; Berlin.

NEHRING, A. (1880): Übersicht über vierundzwanzig mitteleuropäische Quartär-Faunen, zusammengestellt und mit Bemerkungen versehen. – Z. Deutsch. geol. Ges., **1880**: 465–509, 1 pl.; Berlin.

– (1884): Fossile Pferde aus deutschen Diluvialablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden. Ein Beitrag zur Geschichte des Hauspferdes. – Landwirtschaftl. Jahrb., **13**: 81–160, pls., 5–9; Berlin.

NOBIS, G. (1971): Vom Wildpferd zum Hauspferd. Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikationsproblem unserer Hauspferde. – Fundamenta. Monographien zur Urgeschichte, B, **6**: 96 pp., 6 pls., 58 diagrs., 126 tabs; Köln.

– (1981): *Equus mosbachensis* v. REICHENAU aus Ablagerungen des cromereiszeitlichen Mains von Randersacker bei Würzburg. – Quartärpaläontologie, **4**: 93–104, 18 figs., 10 tabs.; Berlin.

PRAT, F. (1968): Recherches sur les équidés pleistocènes en France. – Thèse de Doctorat d'état des Sciences naturelles, Univ. Bordeaux, No. **226**: 662 pp., 149 figs., 126 tabs.; Bordeaux.

REICHENAU, W. v. (1915): Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus dem deutschen Pleistozän insbesondere über die Entwicklung und die Abkaustadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd (Equus mosbachensis v.R.). – Abh. hess. geol. Landesanst. Darmstadt, 7/1: 155 pp., 14 pls., 164 figs.; Darmstadt.

REIFF, W. (1965): Das Alter der Sauerwasserkalke von Stuttgart – Münster – Bad Cannstatt – Untertürkheim. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. **47**: 111–134, 3 figs.; Stuttgart.

– (1981): Reste des Urmenschen im Travertin von Stuttgart-Bad Cannstatt. – Bl. Schwäb. Albver. **1981/3**: 81–85, 7 figs.; Stuttgart.

– (1986): Die Sauerwasserkalke von Stuttgart. – *In*: ADAM, K. D., REIFF, W. & WAGNER, E.: Zeugnisse des Urmenschen aus den Cannstatter Sauerwasserkalken. – Fundber. Baden-Württemberg, **11**: 2–24, 22 figs., 2 tabs.; Stuttgart.

SAMSON, P. (1975): Les équidés fossiles de Roumanie (Pliocène moyen-Pléistocène supérieure). – Geol. Romana, **14**: 165–352, 20 pls., 39 figs., 26 tabs.; Roma.

SCHMIDTGEN, O. & W. WAGNER (1928): Eine altpaläolithische Jagdstelle bei Wallertheim in Rheinhessen. – Notizbl. Ver. Erdk. Hess. geol. Landesamt Darmstadt, **5**/11: 59–87; Darmstadt.

SICKENBERG, O. (1962): Über die Größe der pleistozänen Pferde der *caballus*-Gruppe in Europa und Nordasien. – Eiszeitalter und Gegenwart, **12**: 99–124, 5 figs.; Öhringen/Württ.

SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973): Numerical Taxonomy. 573 pp., many figs. and tabs., 3 appendices; San Francisco (Freeman).

STEHLIN, H. G. & P. GRAZIOSI (1935): Ricerche sugli Asinidi fossili d'Europe. – Abh. Schweiz. paläont. Ges., **56**/3: 1–73, 10 pls.; Basel.

STORCH, G. (1969): Über Kleinsäuger aus dem nordhessischen Löss. – Natur und Museum, **99**: 541–551, 4 figs.; Frankfurt a. M.

THENIUS, E. (1966): V. Cervidae und Perissodactyla (Equidae, Rhinocerotidae). – *In*: EHRENBERG, K. u. a.: Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg (NÖ). – Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Denkschr., **112**: 61–82, pls. 5–9, 4 tabs.; Wien.

WOILLARD, G. M. & W. G. MOOK (1982): Carbon–14 dates at Grande Pile: Correlation of land and sea chronologies. – Science, **215**: 159–161, 2 figs.; Washington.

WÜST, E. (1900): Untersuchungen über das Pliozän und das älteste Pleistozän Thüringens nördlich vom Thüringer Walde und westlich von der Saale. – Abh. naturforsch. Ges. Halle, **23**: 352 pp., 9 pls., 2 figs., 4 tabs.; Stuttgart.

Adresses of authors:
Dr. A Forsten, Zoological Museum, P. B. 17 (Rautatiekatu 13), SF-00014 Helsinki University, Finnland.
Dr. R. Ziegler, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Plate 1

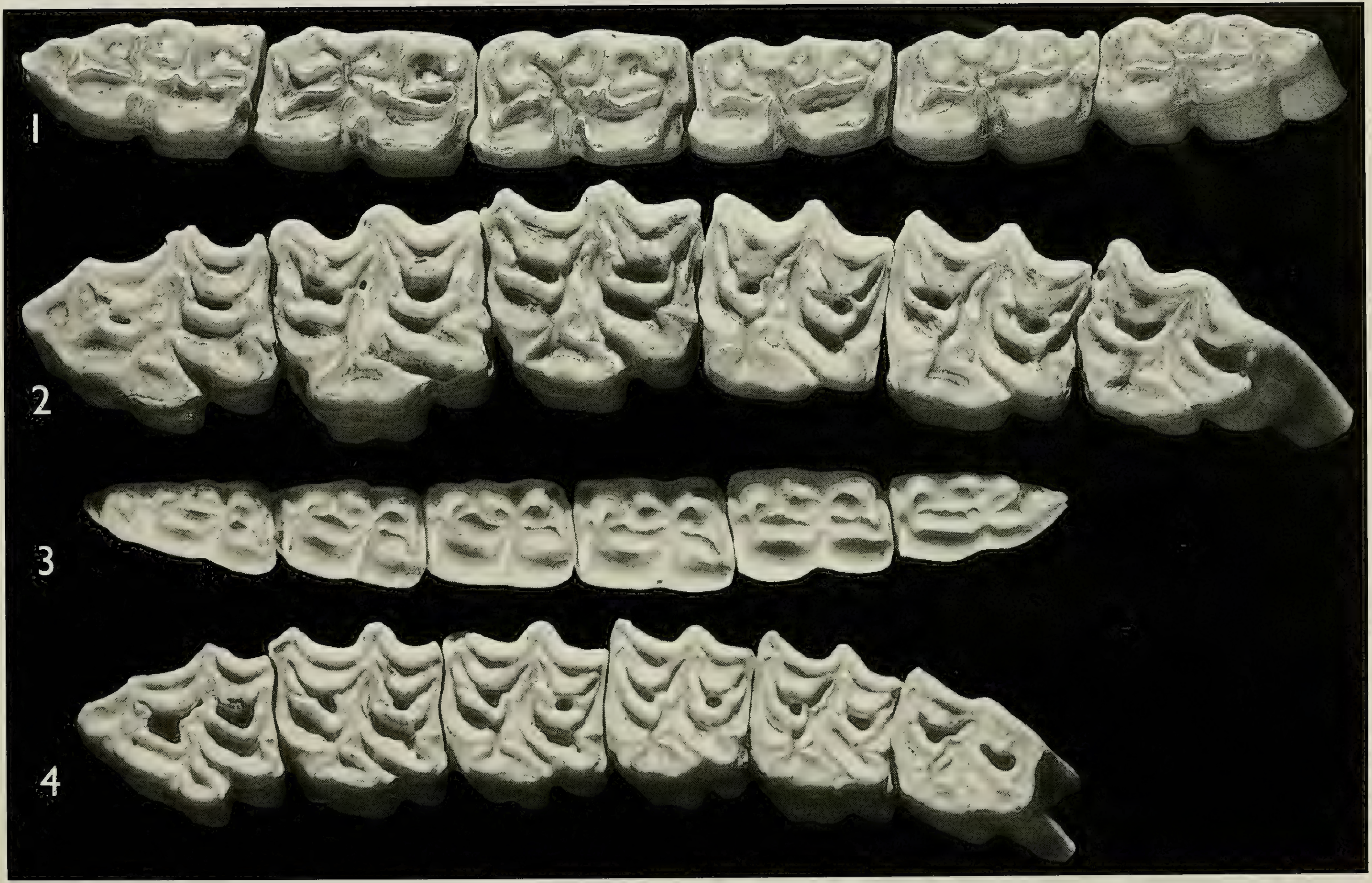
Fig. 1. *Equus germanicus,* P_2-M_3 sin., occlusal, SMNS 31587.

Fig. 2. *Equus germanicus,* P^2-M^3 sin., occlusal, SMNS 31513.

Fig. 3. *Equus hydruntinus,* P_2-M_3 dext., occlusal, SMNS 31611.

Fig. 4. *Equus hydruntinus,* P^2-M^3 sin., occlusal, SMNS 31604.

All figures in natural size.


1
2
3
4

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 225	11 S., 1 Taf., 2 Abb.	Stuttgart, 31. 7. 1995

Eine neue Art der Gattung *Pavloviteuthis* Shimansky 1957 (Belemnoidea, Diplobelidae) aus dem Oberkimmeridgium von Süddeutschland

A new species of the genus *Pavloviteuthis* Shimansky 1957 (Belemnoidea, Diplobelidae) from the Upper Kimmeridgian of southern Germany

Von Theo Engeser, Hamburg

Mit 1 Tafel und 2 Abbildungen

Summary

The new species *Pavloviteuthis kapitzkei* n. sp. (Diplobelidae, Belemnoidea) from the Upper Kimmeridgian of Nattheim, southern of Germany, is described. The stratigraphic range of the genus *Pavloviteuthis* Shimansky, 1957 which was previously restricted to the Lower Cretaceous is traced back into the Upper Jurassic. The new species lived in or nearby the Upper Jurassic reefs of southern Germany. The new genus *Rassmussibelus* n. g. is proposed with *Diploconus*? *striatus* Rassmuss, 1912 from the Tithonian of northern Italy as its type species. A new classification of the Diplobelidae based on the method "Phylogenetic Systematics" is presented.

Zusammenfassung

Aus dem Oberen Kimmeridgium (Malm ζ) von Nattheim, Süddeutschland, wird die neue Art *Pavloviteuthis kapitzkei* n. sp. (Diplobelidae, Belemnoidea) beschrieben. Die stratigraphische Reichweite der Gattung *Pavloviteuthis* Shimansky 1957, die bisher auf die Unterkreide beschränkt war, ist nun bis in das Obere Kimmeridgium zurück verfolgt. Die neue Art lebte wohl in oder nahe den oberjurassischen Riffen. Für *Diploconus*? *striatus* Rassmuss 1912 aus dem Tithon von Norditalien wird die neue Gattung *Rassmussibelus* n. g. vorgeschlagen. Es wird eine phylogenetische Klassifikation der Diplobelidae präsentiert.

1. Einleitung

Die Familie Diplobelidae Naef 1926 ist eine verhältnismäßig schlecht untersuchte Belemnoideen-Gruppe, deren stratigraphisches Vorkommen vom Oberen Jura bis in die Oberkreide reicht. Die Typusgattung *Diplobelus* war bisher die einzige Gattung, die aus dem Oberen Jura bekannt war. Umso überraschender waren deshalb Cephalopoden-Funde aus Korallenkalken des Weißjura ζ von Nattheim, die nicht dieser Gattung zugeordnet werden können. In vorliegender Arbeit werden die neuen Funde beschrieben.

Dank

Für die Überlassung des Materials zur Untersuchung möchte ich Herrn Dr. G. Dietl recht herzlich danken. Mein besonderer Dank gilt den Herren Dr. G. Dietl (Stuttgart) und Dr. G. Bloos, die mir mit Literaturhinweisen und Kopien behilflich waren.

Erhaltung und Präparationsmethoden

Die hier beschriebenen Cephalopoden-Reste sind alle verkieselt. Originalstrukturen sind daher nicht erhalten. Die Herstellung von Schliffen erschien deshalb nicht sinnvoll. Die Proben wurden von M. Kapitzke und M. Rieter (beide Stuttgart) in den Jahren 1986 bis 1992 an verschiedenen Lokalitäten um Nattheim herum gesammelt und mit Salzsäure aus dem Gestein herausgelöst. Sie wurden anschließend von C. Taebel (Hamburg) fotografiert.

Belemnites gussenstadtensis Quenstedt vel Fraas – ein nomen nudum

Die im folgenden beschriebene neue Diplobeliden-Art wurde von Quenstedt (1856–57) bereits als *Belemnites* (sp.) beschrieben und abgebildet. Die kurze Beschreibung lautet: „*Belemnites* tab. 98 fig. 1. Dem äußern Ansehen nach sollte über die richtige Deutung dieser Stücke kein Zweifel sein, und dennoch habe ich mich von der Kalkfaser nicht überzeugen können. Auch finde ich keinen Kanal auf der Bauchseite. Wie bei Solnhofen, so kommen bei Nusplingen in den Kalkplatten vollständige Belemniten vor, aber diese schließen sich alle eng an den *hastatus* pag. 587 an. Sie fehlen auch neben jenem bei Gussenstadt nicht." In der Tafelerklärung wird das Exemplar als „*Belemnites* pag. 792, Weiß. zeta, Gussenstadt" bezeichnet. In Quenstedt (1882–85) wird das Stück als „Problematicum, Weisser Jura ε, Gussenstadt" ausgewiesen. Er schreibt weiter (S. 606): „Bei Gussenstadt auf unserer Alp im Weissen Jura ε kommen ähnlich kurze Kegel [wie *Diploconus belemnitoides* Zittel, Zusatz des Verfassers] . . . vor, die aber zum Theil verkieselt gar keine sichere Deutung zulassen. Dabei haftet am Querschnitte q links und rechts so viel grauer schwer abzuschabender Schlamm, dass man nicht einmal über die Form sicher wird." Die formelle Einführung einer nominellen Art konnte in keiner von Quenstedts Publikationen gefunden werden.

Deshalb ist es merkwürdig, daß in Engel (1883, 1896 und 1908) und in der Beschreibung der Geologischen Karte (Blatt Heidenheim) (Kranz et al. 1924: 25) ein *Belemnites gussenstadtensis* Quenstedt vel Fraas erwähnt wird. Engel (1883: 234) schreibt: „Wir führen darunter . . . den so merkwürdigen *Belemnites Gussenstadtensis* an, den Zittel gar zu einer eigenen Gattung (*Diploconus*) erhoben hat" und S. 237 „der merkwürdige *Belemnites Gussenstadtensis* Qu. . . .". dagegen ist auf die Art auf S. 240 mit „*Belemnites Gussenstadtensis* Fr. [*Diploconus* Zitt., Alveole bis zur Spitze reichend]" aufgeführt. Vermutlich bezog sich Engel auf die Erläuterung des Blattes Heidenheim in der Geologischen Karte (Fraas 1868), obwohl „*Belemnites gussenstadtensis*" in dieser Arbeit nicht genannt ist. Eine Autorschaft von Fraas scheidet deshalb ebenfalls aus.

KRANZ et al. (1924: 25) schreiben: „An Fossilfunden ist anzuführen der seltene, kleine *Belemnites gussenstadtensis* QU., den WITTLINGER wiederholt aus der Mergelgrube beim Vogelheim an der Straße Vogelheim-Söhnstetten erhielt." WITTLINGER war ein Privatsammler, der seine Funde nicht publiziert hat (mdl. Mitteilung G. DIETL).

In allen genannten Publikationen findet sich auch keine Indikation auf eine Abbildung von QUENSTEDT, so daß die Art auch nicht ENGEL (1883) oder KRANZ et al. (1924) zugeschrieben werden kann. Die kurze Charakterisierung in ENGEL (1883: 240) ist ohne Hinweis auf eine Abbildung als Beschreibung jedenfalls nicht ausreichend.

Belemnites gussenstadtensis muß als nomen nudum gewertet werden, das nicht verfügbar ist. Auch BÜLOW-TRUMMER (1920) führt die Art im Fossilium Catalogus Teil 11 „Cephalopoda dibranchiata" nicht auf.

Um dem *„Belemnites"* *gussenstadtensis* nicht noch einen weiteren Autorennamen hinzuzusetzen, wurde auf die Validierung dieses Namens verzichtet und ein völlig anderer Artname gewählt.

2. Beschreibung und Systematik

Belemnoidea GRAY 1849
Diplobelidae NAEF 1926

Gattung *Pavloviteuthis* SHIMANSKY 1957

Typusart: *Pavloviteuthis kabanovi* SHIMANSKY 1957.

Zugewiesene Arten: *Pavloviteuthis kabanovi* SHIMANSKY 1957, Hauterive, Wolga-Gebiet, Rußland, *Pavloviteuthis*? *cantiana* (SPATH 1939), Alb, Folkestone, England, *Pavloviteuthis kapitzkei* n. sp., Oberkimmeridgium, Nattheim, Süddeutschland.

Diagnose. – Siehe unten.

Pavloviteuthis kapitzkei n. sp.
Taf. 1, Fig. 1–5

1858 *Belemnites*. – QUENSTEDT, p. 792, Taf. 98, Fig. 1.
1868 *Diploconus* sp. – ZITTEL (b), p. 41, Fußnote.
1883 *Belemnites Gussenstadtensis* QU. – ENGEL, p. 237.
1883 *Belemnites Gussenstadtensis* Fr. (*Diploconus* Zitt.). – ENGEL, p. 240.
1885 Problematicum. – QUENSTEDT, p. 606, Taf. 47, Fig. 33.
1896 *Belemnites gussenstadtensis* O. Fraas (*Diploconus* Zittel). – ENGEL, p. 351.
1908 *Belemnites Gussenstadtensis* O. Fraas (*Diploconus*) G. – ENGEL, p. 474.
1961 *Diploconus* sp. – SCHWEGLER, p. 62.
1981 *Diplobelus* sp. – RIEGRAF, p. 119–121, Abb. 250.

Holotypus: SMNS Nr. 62433/1, Taf. 1, Fig. 1–4.

Paratypen: SMNS Nr. 62433/2–4, Taf. 1, Fig. 5.

Weiteres Material: 7 Exemplare, *beckeri*-Zone, Oberkimmeridgium, Gerstetten, Neubaugebiet, nicht besonders gut erhalten (leg. M. KAPITZKE und M. RIETER 1984–89).

Locus typicus: Nattheim, Baden-Württemberg, Industriegebiet Rinderberg, temporärer Aufschluß.

Stratum typicum: Weißer Jura ζ, Zementmergel, Untere Korallenbank, Oberes Kimmeridgium (siehe SCHWEIGERT & ZEISS 1994).

Derivatio nominis: Nach M. KAPITZKE (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart), der sich um die Korallenkalke der Schwäbischen Alb durch langjährige Aufsammlungen große Verdienste erworben hat.

Diagnose. – Eine Art der Gattung *Pavloviteuthis* mit kleinem Apikalwinkel, stumpfer Spitze und leichter dorsoventraler Abplattung.

Beschreibung (Holotypus). – Das Exemplar ist 1,6 cm lang und hat einen maximalen Durchmesser von 0,6 cm am proximalen Ende. Es sind die Ansätze von sechs Septen zu sehen. Das siebte Septum verschließt den Phragmokon. Es ist noch der marginal gelegene Durchtritt des Siphonalstranges zu sehen. Der Durchmesser ist verhältnismäßig klein. Das Ende des Rostrums ist verhältnismäßig stumpf. Der Phragmokonwinkel scheint recht klein zu sein (ca. 8°). Der Querschnitt ist leicht dorsoventral abgeplattet. Die stärkere dorsoventrale Abplattung einiger Paratypen ist wohl diagenetisch bedingt. Das Rostrum ist dünn und wird zum Apex etwas dicker. Auf der Innenseite ist dorsal eine sehr schwach ausgebildete Mittellinie zu erkennen. Jeweils seitlich davon sind zwei noch schwächere Linien zu erkennen, die wahrscheinlich die Begrenzung des Mittelfeldes darstellen.

Paratypen. – Der Paratypus 1 zeigt vor allem die Lage des Siphos sehr deutlich und dessen kleinen Durchmesser. Der Querschnitt ist – diagenetisch verstärkt – deutlich dorsoventral abgeplattet. Der Apikalwinkel beträgt hier etwa 13°. Dieser im Vergleich zum Holotypus etwas größere Apikalwinkel ist auf die diagenetische dorsoventrale Abplattung zurückzuführen. Die übrigen Maße können der Tabelle 1 entnommen werden.

Die übrigen Paratypen bringen keine zusätzliche Information. Ihre Meßwerte sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Tab. 1. Maße.

Exemplare	Länge	Durchmesser
Holotypus	1,6 cm	0,6 cm
Paratypus 1	1,3 cm	0,6 cm
Paratypus 2	1,0 cm	0,45 cm
Paratypus 3	0,8 cm	0,4 cm
Paratypus 4	1,1 cm	0,6 cm

Unterschiede. – Die neue Art unterscheidet sich von den beiden anderen Arten der Gattung *Pavloviteuthis* durch den kleineren Apikalwinkel und die deutlich stumpfere Spitze.

3. Umfang und systematische Stellung der Diplobelidae

Der Rang der einzelnen Taxa wird offengelassen. Er ist in einer phylogenetischen Klassifikation unnötig, und nur Schwestergruppenbeziehungen werden aufgezeigt. Falls später Autoren weiterhin Rangstufen verwenden möchten, sei hier lediglich noch hinzugefügt, daß eine Abtrennung der Diplobelida auf Ordnungsebene sicherlich zu hoch ist, verglichen etwa mit den Aulacocerida, denen dieselbe Rangstufe zugebilligt wird, die aber die Schwestergruppe aller übrigen Belemnoidea sind.

Dem Taxon Diplobelidae wurden die kretazischen Gattungen *Conoteuthis* D'ORBIGNY 1842, *Pavloviteuthis* SHIMANSKY 1957, *Chalalabelus* JELETZKY 1981, *Vectibelus* JELETZKY 1981 und *Tauriconites* KABANOV in DRUSHCHITS, KABANOV & NERODENKO 1984 sowie die jurassischen Gattungen *Diplobelus* NAEF 1926 und *?Quiricobelus* COMBÉMOREL & MARIOTTI 1986 zugeordnet. Die Gattung *Diplobelus* wurde zuerst als *Diploconus* in die Literatur eingeführt (ZITTEL 1868a, b), mußte jedoch aus nomenklatorischen Gründen in *Diplobelus* umbenannt werden (NAEF 1926).

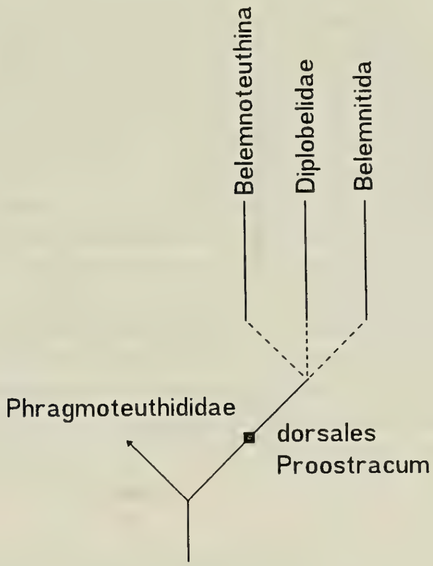


Abb. 1. Stellung der Diplobelidae innerhalb der Belemnoidea (modifiziert nach ENGESER 1990).

Quiricobelus ist problematisch, da das Proostracum nicht bekannt ist. Durch die Ausbildung einer dorsalen Längsfurche steht sie wahrscheinlich den Belemnotheutididae näher und wird deshalb in der unten folgenden Systematisierung nicht weiter berücksichtigt. *Belemnotheutis* PEARCE ist durch ein glattes Rostrum mit zwei dorsalen Längsrippen, die eine Längsfurche zwischen sich einschließen, charakterisiert.

Eine bisher von den späteren Autoren immer übersehene Form ist *„Diploconus"*? *striatus* RASSMUSS 1912 aus dem Tithon von Norditalien. Für diese Form wird die neue Gattung *Rassmussibelus* n. g. vorgeschlagen und *Diploconus*? *striatus* RASSMUSS 1912 zur Typusart bestimmt. Die neue Gattung unterscheidet sich vor allem durch die Längsstreifen und -gruben, die mit konzentrischen Streifen ein retikulates Muster an der Phragmokonspitze bilden, von den übrigen Gattungen der Diplobelidae. Die Typusart stammt aus dem Tithon der Alta Brianza, Norditalien.

Möglicherweise gehört auch der unbestimmte Phragmokon, den MOBERG (1884: Taf. 6, Fig. 24a, b) aus der Oberkreide von Südschweden abbildete, zu den Diplobeliden. Eine genauere Bestimmung ist ohne Neuuntersuchung des Originalexemplares nicht möglich. Jedoch weichen die Längsachsen von Phragmokon und Rostrum stark voneinander ab. Gewisse Ähnlichkeiten zu *Chalalabelus* JELETZKY 1981 sind vorhanden.

Die Diplobelidae besitzen eine kugelige Anfangskammer mit einer Verschlußmembran („membrana tactiva" oder „closing membrane", vgl. DRUSHCHITS, KABANOV & NERODENKO 1984). Armhaken sind bisher nur bei *Chondroteuthis* BODE 1933 sicher nachgewiesen worden (ENGESER 1987). *„Acanthoteuthis (Belemnoteuthis)" syriaca* ROGER 1944 aus der Oberkreide des Libanon wurde von JELETZKY (1966) zur Gattung *Conoteuthis* gestellt. Dieses Exemplar besitzt Armhäkchen und gehört wahrscheinlich auch zur Familie Diplobelidae. Die Zuordnung zur Gattung *Conoteuthis* ist jedoch, weil das Rostrum fehlt, nicht erwiesen.

Die Diplobelidae sind aufgrund der erwähnten Beobachtungen eindeutig in die Gruppe der Uncinifera („hakentragende Belemnoidea“ = Belemnitida + Phragmoteuthida) und noch genauer, zu den Proostracophora zu stellen, d. h. zu den Belemnoideen, die ein auf die Dorsalseite beschränktes Proostracum haben. Die Schwestergruppe der Diplobelidae ist nicht sicher bekannt. Dies liegt vor allem an der ungelösten Verwandtschaftsbeziehung der Belemnitida i. e. S. (= „Belemniten“), den monophyletischen Gattungen *Sueviteuthis* Reitner & Engeser 1982 und *Chitinobelus* Fischer 1981 sowie den paraphyletischen Belemnotheutididae, die die Stammgruppe der Diplobelidae sein könnten (hier zusammengefaßt in der paraphyletischen Gruppierung Belemnoteuthina). Eine noch ungelöste Multitomie dieser Taxa ist momentan wohl die ehrlichste Annahme. Die Belemnitida sind durch das kalzitische Rostrum und die besonderen Armhäkchen („Häkchen mit Sporn“, siehe Engeser & Clarke 1988) gut als Monophylum zu begründen. Die übrigen Gruppen haben das aragonitische Rostrum beibehalten. Dieses Merkmal taugt daher zur Begründung der Monophylie der Belemnoteuthididae, von *Sueviteuthis*, *Chitinobelus* und den Diplobelidae nicht.

4. Die phylogenetische Systematisierung der Diplobelidae

Die Diplobelidae besitzen mit der starken Breitenreduzierung des Proostracums ein apomorphes Merkmal, das sie als Monophylum ausweist. Das meist dünne, aragonitische Rostrum ist dagegen eine Plesiomorphie (Engeser 1990). Die weitere Systematisierung der Diplobelidae wurde in Engeser (1990) noch offengelassen. Dies wird hiermit nachgeholt. Es werden jedoch keine neuen supragenerischen Taxa vorgeschlagen, da die vorgestellten Schwestergruppen-Beziehungen noch sehr unsicher sind und durch weitere Merkmale erhärtet werden sollten.

Innerhalb der Diplobelidae steht die Gattung *Chrondroteuthis* Bode 1933 aus dem Unteren Jura wahrscheinlich allen übrigen Gattungen gegenüber, die eine noch stärkere Breitenreduzierung des Proostracums haben. Sie ist gleichzeitig auch die stratigraphisch älteste Gattung. Sie ist noch durch ein relativ breites Proostracum (plesiomorph), die eigenartige Form der Fanghäkchen (Engeser 1987), die von den anderen Gattungen nicht bekannt ist, und das besondere Rostrum gekennzeichnet. Innerhalb dieses Zweiges stehen wiederum vermutlich *Pavloviteuthis* und *Rassmussibelus* n. g. den anderen Gattungen gegenüber, die sich durch eine stärkere ventrale Einkrümmung und laterale Komprimierung auszeichnen. Leider kann kein einziges Merkmal genannt werden, das die Gattung *Pavloviteuthis* als Monophylum ausweist. Die von Jeletzky (1981) genannten diagnostischen Merkmale (z. B. nahezu gestreckter Phragmokon, dünnes Rostrum, kleiner Apikalwinkel und verhältnismäßig weitgestellte Septen, die mehr oder weniger senkrecht zur Längsachse des Phragmokons stehen, sowie ein rundlich bis leicht oval oder dorsoventral abgeflachter Querschnitt) sind wohl als plesiomorph zu bewerten. Das mutmaßliche Paraphylum *Pavloviteuthis* wird jedoch bis auf weiteres als gültiges Taxon akzeptiert. Noch ungelöst ist das Verwandtschaftsverhältnis von *Pavloviteuthis*, *Quiricobelus* und *Rassmussibelus*. *Quiricobelus* ist durch eine dorsale Längsfurche charakterisiert, *Rassmussibelus* besitzt durch die prägnante Längsstreifung ein ausgezeichnetes Merkmal, das die Monophylie begründet. Durch den noch runden Querschnitt und den noch nicht oder sehr wenig eingekrümmten Phragmokon stehen beide *Pavloviteuthis* näher als den übrigen Gattungen.

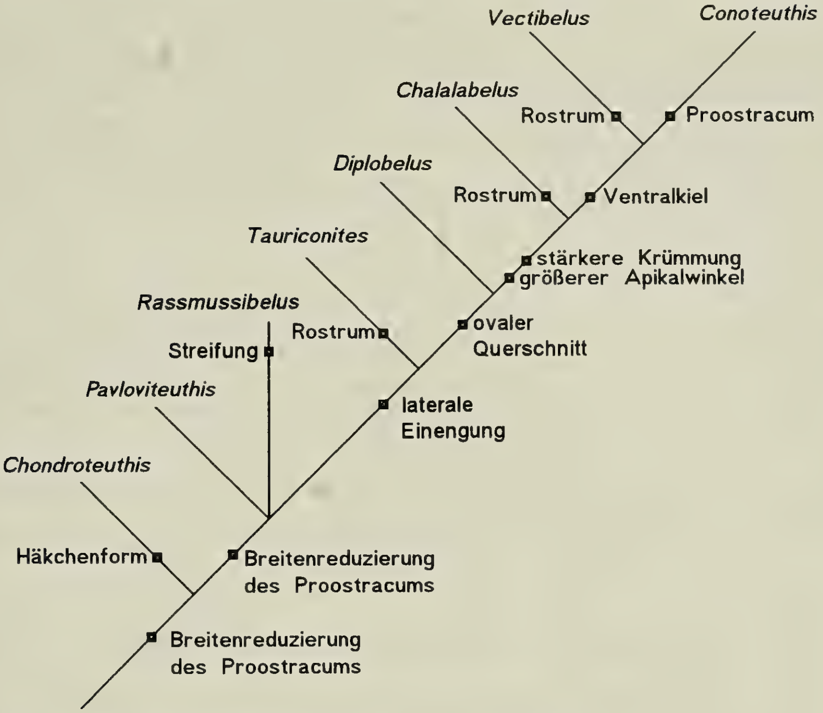

Vectibelus
Conoteuthis
Chalalabelus
Rostrum
Proostracum
Diplobelus
Rostrum
Ventralkiel
Tauriconites
stärkere Krümmung
größerer Apikalwinkel
Rassmussibelus
Rostrum
ovaler Querschnitt
Streifung
Pavloviteuthis
laterale Einengung
Chondroteuthis
Häkchenform
Breitenreduzierung des Proostracums
Breitenreduzierung des Proostracums

Abb. 2. Phylogenetische Klassifikation der Diplobelidae.

Vermutlich steht die Gattung *Tauriconites* wiederum allen übrigen Gattungen gegenüber. Die Gattung *Tauriconites* kann durch das typische Rostrum und die laterale Einengung als Monophylum begründet werden. Die übrigen Gattungen sind durch einen ovalen Querschnitt ausgezeichnet, wobei das engere Ende des Ovals sich auf der Dorsalseite befindet. Dieser Querschnitt kann in einigen Gattungen noch weiter modifiziert werden.

Innerhalb dieser Gruppe steht wiederum *Diplobelus* allen anderen Gattungen gegenüber. Für diese Gattung konnte kein zweifelsfreies apomorphes Merkmal gefunden werden. Die restlichen drei Gattungen zeichnen sich durch extreme ventrale Einkrümmung und einen größeren Apikalwinkel aus. Innerhalb dieses Monophylums steht *Chalalabelus* den restlichen zwei Gattungen *Conoteuthis* und *Vectibelus* gegenüber. *Chalalabelus* besitzt ein eigenartiges Rostrum, das nur bei dieser Gattung vorkommt (siehe JELETZKY 1981) und als Apomorphie interpretiert werden kann. Die übrigen zwei Gattungen besitzen einen Dorsalkiel als übereinstimmende Apomorphie. Als Apomorphie der Gattung *Vectibelus* kann das typische Rostrum (JELETZKY 1981), bei *Conoteuthis* das stabähnliche Proostracum genannt werden. Wie bereits oben erwähnt, ist die hier vorgestellte Systematisierung noch bei weitem nicht gesichert. Es müssen deshalb neue Untersuchungen an gut erhaltenem Material abgewartet werden, um das System zu bestätigen oder zu modifizieren.

5. Palökologie

Die neue Art wurde in Korallen-Riffkalken gefunden. Andere coleoide Cephalopoden sind sehr selten (z. B. Belemniten). Dies legt den Schluß nahe, daß *Pavloviteuthis kapitzkei* n. sp. in den Riffen oder sehr nahe den Riffen lebte, während die Belemniten s. str. in offenen Gewässern lebten. Ähnliche Beobachtungen wurden auch an den möglicherweise verwandten Gattungen *Acanthoteuthis* und *Belemnotheutis* gemacht (Engeser & Reitner 1992).

6. Literatur

Bülow-Trummer, E. v. (1920): Cephalopoda dibranchiata. – *In*: Diener, D. (Hrsg.): Fossilium Catalogus, I Animalia, **11**: 1–271; Berlin (Junk).

Combémorel, R. & N. Mariotti (1986): Les bélemnites de la carrière de Serra San Quirico (Province d'Ancona, Apennin Central, Italie) et la paléobiogéographie des bélemnites de la Téthys méditerranéenne au Tithonique. – Géobios, **19**: 299–321; Lyon.

Drushchits, V. V., Kabanov, G. K. & Nerodenko, V. M. (1984): Structure of the phragmocone and rostrum in *Tauriconites* gen. nov. (Coleoidea, Diplobelida). – Paleont. J., **18**: 1–8; Moscow & New York.

Engel, T. (1883): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 1. Aufl., XV + 326 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1896): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 2. Aufl., 470 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl., 645 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Engeser, T. (1987): Belemnoid arm hooks ('onychites') from the Swabian Jurassic – a review. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **176**: 5–14; Stuttgart.

– (1990): Phylogeny of the fossil coleoid Cephalopoda (Mollusca). – Berliner geowiss. Abh., A, **124**: 123–191; Berlin.

Engeser, T. & Clarke, M. R. (1988): Cephalopod Hooks, Both Recent and Fossil. – *In*: Clarke, M. R. & Trueman, E. R. (Hrsg.): The Mollusca, **12**, Paleontology and Neontology of Cephalopods, S. 133–151; San Diego (Academic Press).

Engeser, T. & Reitner, J. (1992): Ein neues Exemplar von *Belemnoteuthis mayri* Engeser & Reitner, 1981 (Coleoidea, Cephalopoda) aus dem Solnhofener Plattenkalk (Untertithonium) von Wintershof, Bayern. – Archaeopteryx, **10**: 13–17; Eichstätt.

Fraas, O. (1868): Begleitworte zur geognostischen Spezialkarte von Württemberg, Atlasblatt Heidenheim mit den Umgebungen von Weissenstein und Steinheim. 21 S.; Stuttgart.

Jeletzky, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea. – University Kansas Paleont. Contrib., Mollusca, Article **7**: 1–162; Lawrence/Kansas.

– (1981): Lower Cretaceous diplobelinid belemnites from the Anglo-Paris Basin. – Palaeontology, **24**: 115–145; London.

Kranz, W., Berz, K. C. & Berckhemer, F. (1924): Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg, Atlasblatt Heidenheim. 2. Aufl., 137 S.; Stuttgart (Kohlhammer).

Moberg, J. C. (1884): Cephalopoderna i Sveriges Kritsystem. I. Sveriges Kritsystem Systematiskt Framstäldt. – Sver. geol. Undersøg., C, **63**: 45 pp.; **74**: 64 pp.; Stockholm.

Naef, A. (1922): Die fossilen Tintenfische – Eine paläozoologische Monographie. – 322 p.; Jena (Fischer).

– (1926): Nomenklatorische Notiz betreffend die Gattung „*Diploconus*" Zittel, 1868. – Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **7**: 4; Napoli.

Quenstedt, F. A. (1845–49): Petrefactenkunde Deutschlands, 1. Abt., **1**, Cephalopoden. 581 S. (Text), 36 Taf. (Atlas); Tübingen (Fues).

– (1858): Der Jura. 842 S.; Tübingen (Laupp).

– (1882–85): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl. 1239 S. (Text), 100 Taf. (Atlas); Tübingen (Laupp).

RASSMUSS, H. (1912): Beiträge zur Stratigraphie und Tektonik der östlichen Alta Brianza. – Geol.-paläont. Abh., N. F., **10**: 341–466; Jena.

REITNER, J. & ENGESER, T. (1982): Zwei neue Coleoidea-Arten aus dem Posidonienschiefer (Untertoarcium) aus der Gegend von Holzmaden (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **84**: 1–19; Stuttgart.

RIEGRAF, W. (1981): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 8 (Schluß). – Palaeontographica, A, **173**: 64–139; Stuttgart.

SCHWEGLER, E. (1961): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura, Teil 1. – Palaeontographica, A, **116**: 59–103; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G. & ZEISS, A. (1994): Stratigraphic correlation of Jurassic Reef Facies. *In*: LEINFELDER, R. (Coord.): The Origin of Jurassic Reefs: Current Research Developments and Results. – Facies, **31**: 27–28; Erlangen.

ZITTEL, K. A. (1868): *Diploconus*, ein neues Genus aus der Familie der Belemnitiden. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1868**: 548–552; Stuttgart. – [1868a]

– (1868): Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. – Paleont. Mitt. K. Bayer. Staates, **2**: VIII + 118; Stuttgart. – [1868b]

Anschrift des Verfassers: Dr. T. Engeser, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, Bundesstraße 55, D-20146 Hamburg, Bundesrepublik Deutschland.

Tafel 1

Pavloviteuthis kapitzkei n. sp., Oberkimmeridgium (Malm zeta) von Nattheim, Süddeutschland.

Fig. 1–4: Holotypus, SMNS 62433/1.

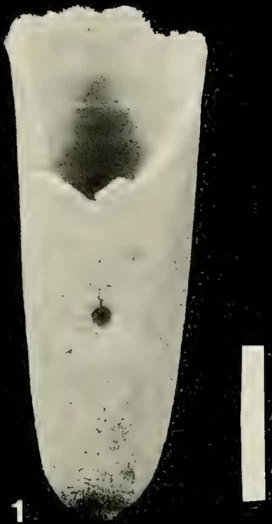
Fig. 1. Ventralansicht, mit Bohrloch. – Maßstab = 5 mm.

Fig. 2. Dorsalansicht. – Maßstab = 5 mm.

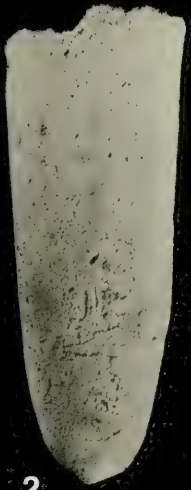
Fig. 3. Lateralansicht. – Maßstab = 5 mm.

Fig. 4. Detail der Septenansätze an der Innenseite des Gehäuses. Es ist eine undeutliche Mittellinie zu erkennen. – Maßstab = 1 mm.

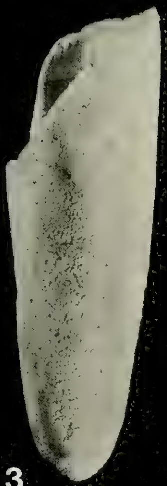
Fig. 5. Paratypus 1, SMNS 62433/2. – Maßstab = 5 mm.



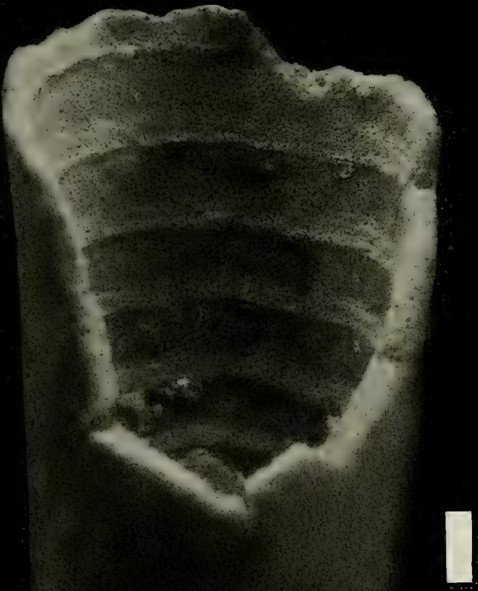
1



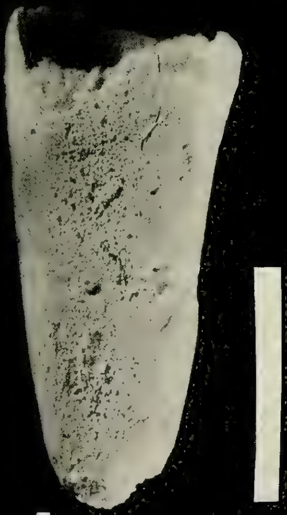
2



3



4



5

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

937
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 226	51 S., 7 Taf., 2 Abb., 5 Tab.	Stuttgart, 31. 7. 1995

Echinodermata aus dem Ober-Toarcium und Aalenium Deutschlands I. Crinoidea: Cyrtocrinina und Millericrinina

Echinodermata from the Upper Toarcian and Aalenian of Germany I. Crinoidea: Cyrtocrinina and Millericrinina

Von Manfred Jäger, Dotternhausen

Mit 7 Tafeln, 2 Abbildungen und 5 Tabellen

Summary

The hitherto little known Plicatocrinidae from the Upper Toarcian and Aalenian are described. They possess – in comparison with the Plicatocrinidae of the Upper Jurassic (*Plicatocrinus* and *Tetracrinus*) which show distinct specialisations (especially fusion of several skeletal elements) – rather primitive characters. For them the genus *Praetetracrinus* n. g. is introduced. To this genus belong, among others, *"Plicatocrinus" inornatus* Simms 1989 from England and Germany, *Praetetracrinus doreckae* n. sp. and *Pr. kutscheri* n. sp. from Germany. These three species are reconstructed from disarticulated skeletal elements and discussed as a connecting link in evolution from early *Plicatocrinus* species to specialized *Tetracrinus* species. The German material is described in detail.

Moreover, two hitherto but imperfectly known species are described: *Praetetracrinus*? or *Tetracrinus*? n. sp. and *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis* n. sp.

Zusammenfassung

Die bisher nur wenig bekannten Plicatocrinidae aus Ober-Toarcium und Aalenium werden beschrieben. Sie sind – im Vergleich zu den durch starke Spezialisierungen (insbesondere Verwachsungen von Skleriten) ausgezeichneten Plicatocrinidae des Ober-Jura (*Plicatocrinus* und *Tetracrinus*) – noch recht ursprünglich gebaut. Für sie wird die Gattung *Praetetracrinus* n. g. aufgestellt; sie umfaßt u. a. *„Plicatocrinus" inornatus* Simms 1989 aus England und Deutschland, *Praetetracrinus doreckae* n. sp. und *Pr. kutscheri* n. sp. aus Deutschland. Diese drei Species werden aus disartikulierten Skleriten rekonstruiert und als phylogenetisches Bindeglied zwischen frühen *Plicatocrinus*- und spezialisierten *Tetracrinus*-Species diskutiert. Die deutschen Funde werden ausführlich dargestellt.

Ferner werden zwei weitere, erst unvollständig bekannte Species beschrieben: *Praetetracrinus*? oder *Tetracrinus*? n. sp. und *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis* n. sp.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Fundorte und Fundhorizonte 3
  2.1. Schömberg bei Balingen (Proben 1–4) 3
  2.2. Quedlinburg (Probe 5) 5
  2.3. Mistelgau bei Bayreuth (Probe 6) 5
  2.4. Geisingen/Donau (Proben 7–8) 5
3. Überblick über die Crinoiden-Fauna und Begründung für die Species-Abgrenzungen 6
  3.1. Identifizierung von *Praetetracrinus doreckae* n. g. n. sp. 6
  3.2. Unterscheidung zweier Morphotypen-Gruppen (*Praetetracrinus doreckae/inornatus* und *Pr. kutscheri/Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis*) 7
  3.3. Aufspaltung der zweiten Morphotyp-Gruppe: Unterscheidung zwischen *Praetetracrinus kutscheri* und *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis* 7
  3.4. Diskussion einer seltenen dritten Morphotyp-Gruppe 8
  3.5. Primaxillaria (I Axx) eines vierten Morphotyps 9
  3.6. Kritische Revision von „*Plicatocrinus*“ *inornatus* SIMMS 1989 anhand einer neuen Großprobe vom locus typicus 9
4. Systematischer Teil 12
  Gattung *Praetetracrinus* n. g. 12
    Praetetracrinus doreckae n. sp. 14
    Praetetracrinus inornatus (SIMMS 1989) 21
    Praetetracrinus kutscheri n. sp. 23
  Gattung *Tetracrinus* MÜNSTER 1839 27
    Praetetracrinus? oder *Tetracrinus*? n. sp. 27
  Gattung *Shroshaecrinus*? KLIKUSHIN 1987 28
    Shroshaecrinus? *quedlinburgensis* n. sp. 28
5. Diskussion 32
  5.1. Bisherige Kenntnis von Plicatocrinidae (*Plicatocrinus, Tetracrinus* und *Praetetracrinus)* 32
    5.1.1. Ober-Jura 32
    5.1.2. Unter- und Mittel-Jura 32
  5.2. Phylogenie 33
    5.2.1. Phylogenie von *Plicatocrinus* 33
    5.2.2. Abspaltung und Differenzierung der Gattung *Praetetracrinus* 33
    5.2.3. Entwicklung von *Praetetracrinus* zu *Tetracrinus* 34
6. Palökologie 35
7. Literatur 35
  Tafeln 38

1. Einleitung

Schlämmproben aus 8 an Echinodermen reichen Horizonten des Ober-Toarciums und Aaleniums von 4 deutschen Fundorten (Schömberg bei Balingen, Quedlinburg/Harzvorland, Mistelgau bei Bayreuth, Geisingen/Donau; Abb. 1) und vom Watton Cliff/Dorset (England) wurden gesammelt, geschlämmt und ausgelesen von MANFRED KUTSCHER, Saßnitz, und von mir.

Die Bearbeitung der Crinoiden erfolgt durch mich, die der übrigen Echinodermen durch KUTSCHER. Die Ergebnisse sollen in mehreren Folgen in den Stuttgarter Beiträgen zur Naturkunde publiziert werden.

Gegenstand dieses ersten Teils sind Cyrtocrinina und Millericrinina. Die übrigen Crinoiden – Isocrinidae, Comatulida und spärliche Pentacrinitidae – sollen später folgen. Kernstück des ersten Teils ist die detaillierte Beschreibung zweier neuer Species der neuen Gattung *Praetetracrinus*, die als phylogenetisches Bindeglied zwischen frühen *Plicatocrinus* (s. JÄGER 1993) und spezialisierten *Tetracrinus* vermittelt: *Praetetracrinus doreckae* und *Pr. kutscheri*. Im Vergleich zu *Plicatocrinus*- und *Tetracrinus*-Arten aus dem Ober-Jura, die insbesondere durch Verwachsungen von Skleriten stark spezialisiert sind, zeigen diese Species einen viel weniger spezialisierten Bau und vereinigen überdies Merkmale beider Gattungen in sich. Von *Praetetracrinus* sind bisher insgesamt vier Species unterscheidbar. Eine davon wurde von SIMMS (1989b) als „*Plicatocrinus*" *inornatus* eingeführt; anhand einer neu gesammelten Großprobe von der englischen Typuslokalität wird SIMMS' Bearbeitung kritisch revidiert; englisches Material wird aber nur insoweit beschrieben, als es zur Species-Abgrenzung notwendig ist, und nicht abgebildet, da die Fototafeln zur Zeit der Auswertung der englischen Probe bereits fertiggestellt waren.

Aus dem deutschen Material werden zwei weitere, erst unvollständig bekannte Species beschrieben: *Praetetracrinus*? oder *Tetracrinus*? n. sp. und *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis* n. sp. Bisher waren Cyrtocrinina aus Toarcium und Aalenium kaum bekannt (CASTELLANA, MANNI & NICOSIA 1989: 76).

Dank

Folgenden Personen und Institutionen danke ich sehr herzlich für die Unterstützung unseres Projekts:
Herrn Dr. W. Ernst und Herrn Dr. E. Herrig, Sektion Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, für Ammoniten- und Ostrakoden-Bestimmungen und für die stratigraphische Einstufung der Quedlinburger Probe,
Herrn Fischer, Sektion Biologie der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, für die Anfertigung von REM-Aufnahmen des Quedlinburger Materials,
der Breisgauer Portland-Cementfabrik für die Genehmigung zum Betreten der Tongrube Geisingen,
meiner Frau Elke Langstein-Jäger für ihr Verständnis für diese Untersuchungen, die viel Freizeit in Anspruch nahmen,
meinem Bruder Hans Jäger für das Herstellen zahlloser Schwarzweiß-Abzüge,
Herrn M. Kutscher für seine stets äußerst konstruktive Zusammenarbeit, ihm und seiner Frau Reingard für die ausgezeichnete Gastfreundschaft während meines Saßnitz-Aufenthalts,
Frau Dr. H. Sieverts-Doreck (†), Stuttgart-Möhringen, für zahlreiche Fachgespräche über Crinoiden,
Herrn Dr. M. J. Simms, Trinity College Dublin, für Überlassung von Literatur,
Herrn W. Tilgner, Allensbach, für das Entwickeln zahlreicher Filme,
Herrn Dr. G. Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, für sein freundliches Einverständnis, diese Echinodermen-Serie in den „Stuttgarter Beiträgen zur Naturkunde" zu veröffentlichen, und für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

2. Fundorte und Fundhorizonte

Zur Geologie der Spaltenfüllungen (neptunian dykes) im Junction Bed des Watton Cliffs s. JENKYNS & SENIOR (1977). Meine neue Großprobe nenne ich „Probe W".

2.1. Schömberg bei Balingen (Proben 1–4)

Im Neubaugebiet (1990) nördlich der Straße Schömberg–Ratshausen (TK 1:25000, Blatt Geislingen am Riedbach, Nr. 7718, R 3482500, H 5340800) liegt über dem Lias epsilon-Ölschiefer und der als harter Kalkstein ausgebildeten Monotis-Bank (beides Unter-Toarcium) eine ca. 5 cm mächtige mergelige Aufarbeitungszone (Probe 1). Sie enthält massenhaft kleine Echinodermen-Sklerite (vor allem Ophiuren), viele Belemniten, Fischzähnchen sowie umlagerte, phosphoritisierte, meist

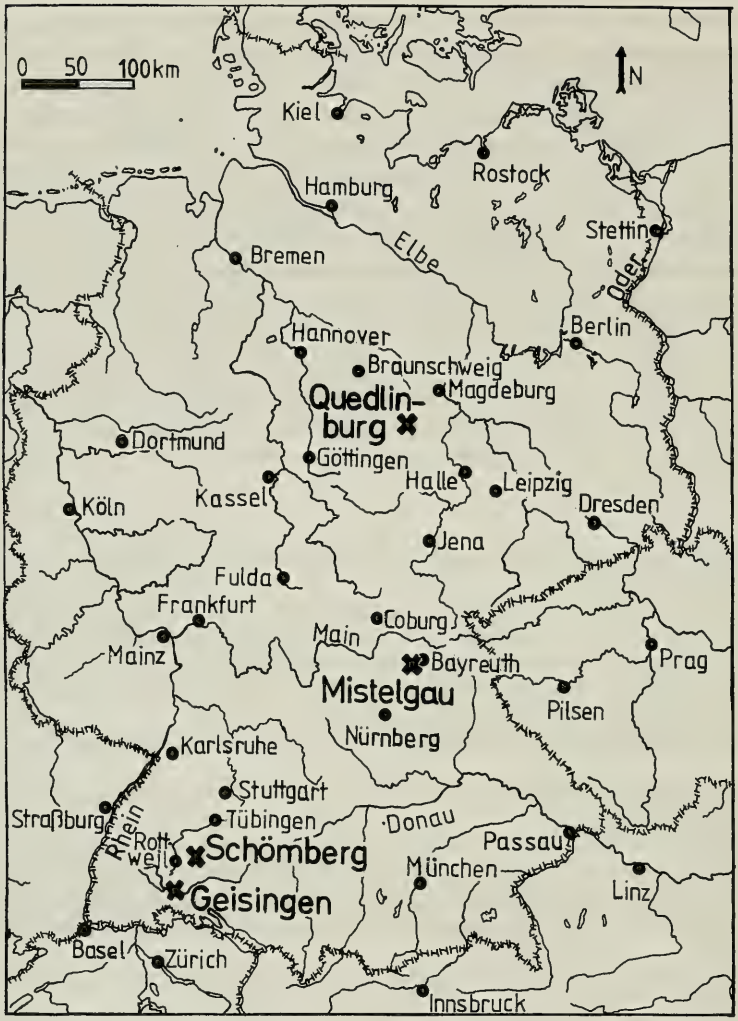

0 50 100km
N
Kiel
Rostock
Hamburg
Stettin
Elbe
Bremen
Oder
Berlin
Hannover
Braunschweig
Magdeburg
Quedlinburg
Dortmund
Göttingen
Halle
Leipzig
Kassel
Köln
Dresden
Jena
Fulda
Frankfurt
Coburg
Main
Mainz
Bayreuth
Prag
Mistelgau
Pilsen
Nürnberg
Karlsruhe
Stuttgart
Straßburg
Tübingen
Donau
Rhein
Rottweil
Schömberg
Passau
München
Linz
Geisingen
Basel
Zürich
Innsbruck

Abb. 1. Lage der Fundorte.

schlecht erhaltene Ammoniten aus der *bifrons*-Zone (oberes Unter-Toarcium): häufig *Peronoceras vortex* (SIMPSON), weniger häufig *Hildoceras bifrons* (BRUGUIÈRE). Unter den Crinoiden sind kleine Sklerite wie Pinnularia und Cirrhalia offenbar überrepräsentiert, was auf Transport und Sortierung hindeutet. Hinweise auf die *variabilis*-Zone (unteres Ober-Toarcium) fehlen völlig (Schichtlücke). Die endgültige Ablagerung dieses Aufarbeitungshorizontes erfolgte vermutlich im mittleren Ober-Toarcium; aus dieser Zeit stammen wahrscheinlich die Echinodermen-Reste.

Darüber liegt die extrem fossilreiche *jurense*-Bank (mittleres Ober-Toarcium): eine bis 8 cm mächtige, manchmal unterbrochene Kalkknollen-Lage mit folgenden Ammoniten (in abnehmender Häufigkeit): *Lytoceras jurense* (ZIETEN), *Grammoceras thouarsense* (D'ORBIGNY), *Harpoceras eseri* (OPPEL), *Polyplectus discoides* (ZIETEN), *Grammoceras* ex gr. *saemanni* (DUMORTIER). Die größeren Ammoniten sind auf der Oberseite oft stark korrodiert und häufig von Serpuliden bewachsen.

Außerdem enthält die *jurense*-Bank massenhaft Belemniten, häufig Lamellibranchiaten, vereinzelt Brachiopoden, Gastropoden usw. (Probe 2 ist der beim Waschen Ammoniten-reicher Blöcke angefallene Rückstand. Leider ist nicht mehr festzustellen, ob die Crinoiden aus dem Mergel von der Oberseite oder von der Unterseite der *jurense*-Bank stammen, meist aber wohl von der Unterseite, da das Hangende ziemlich arm an Cyrtocrinina und Millericrinina ist. Den umfangreichen Schlämmrückstand habe ich im wesentlichen ohne Mikroskop ausgelesen; deshalb gelangten aus Probe 2 relativ wenige, aber besonders große Sklerite zur Untersuchung.)

Es folgen etwa 25–30 cm Mergel (Probe 3) mit *Alocolytoceras* sp., vielen winzigen Aptychen und unten noch vielen Belemniten, darüber dann eine ca. 5 cm mächtige, oft unterbrochene Kalkbank. Etwa aus dem Niveau dieser Kalkbank oder von etwas höher stammen einige auffallend große, als Kalkknollen erhaltene *Lytoceras*-Fragmente.

Schließlich kommt noch ein Mergel-Paket (oberes Ober-Toarcium, mindestens 1 m mächtig, Probe 4) mit *Dumortieria* spp., *Pleydellia aalensis* (Zieten), *Pleydellia* spp. und Belemniten.

2.2. Quedlinburg (Probe 5)

Auf einem Acker auf den Sewecken-Bergen ostsüdöstlich von Quedlinburg liegt über der Monotis-Bank (oberes Unter-Toarcium) eine gestörte, wohl nur wenige Meter mächtige Schichtenfolge des Ober-Toarciums und tiefsten Unter-Aaleniums. Abrollung und teilweise Anbohrung von Ammonitensteinkernen und Belemnitenrostren (unter anderem *Dactyloteuthis*) weist auf Kondensation hin. Im krassen Gegensatz dazu stehen die nicht abgerollten, strukturell ausgezeichnet erhaltenen Echinodermen-Sklerite ganz überwiegend kleiner Tiere.

Aus dem Ober-Toarcium der Sewecken-Berge nannte Ewald (1859: 350) *„Ammonites radians“*. Neue stratigraphische Einstufungen erfolgten in der Sektion Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald durch die Herren Dr. W. Ernst (Ammoniten) und Dr. E. Herrig (Ostrakoden) (briefl. Mitteilungen an Herrn Kutscher): *Alocolytoceras germaini* (d'Orbigny) und *Pachylytoceras torulosum* (Zieten) belegen oberes Ober-Toarcium bis basales Unter-Aalenium. Auch die Echinodermenuntersuchungen von Herrn Kutscher sprechen für eine solche Einstufung. Die Ostrakodenfauna sichert „Ober-Toarcium, sehr wahrscheinlich *aalensis*-Subzone“.

2.3. Mistelgau bei Bayreuth (Probe 6)

Die Probe stammt aus der Ziegelei-Tongrube südlich von Mistelgau und östlich der Straße nach Ahorntal, und zwar aus dem untersten Unter-Aalenium (*„torulosum*-Zone“), dicht über der Grenze Toarcium–Aalenium. Die Echinodermen-Reste sind strukturell fast ebenso hervorragend erhalten wie in Quedlinburg.

2.4. Geisingen/Donau (Proben 7–8)

Profile der Tongrube Geisingen der Breisgauer Portland-Cementfabrik (TK 1:25000, Blatt Geisingen, Nr. 8017, R 3471100, H 5311500) finden sich bei Schreiner (1976: 49), Dietl & Rieber (1980: 67–68) und Bayer, Altheimer & Deutschle (1984, Fig. 16). Diese Tongrube ist vor allem durch eine Ammoniten- und Lamellibranchiaten-reiche chamositoolithische Kalkbank bekannt geworden, in der nach Dietl & Rieber die Grenze zwischen *murchisonae*- und *concavum*-Zone verläuft.

Weniger Beachtung fanden bisher mehrere Kalkstein-Bänke bzw. Knollenlagen, die die Tonsteinfolge unterbrechen und die als Hartböden das Substrat für eine fixosessile Fauna boten, deren Fossilien sich sowohl auf den Hartböden als auch im unmittelbar darüber liegenden Tonstein finden. Herr M. Rieter, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, machte mich Ende 1983 oder Anfang 1984 auf diese Fauna aufmerksam. Zwei Horizonte wurden auf Echinodermen untersucht:

Ein rotbrauner, eisenreicher Schichtkomplex im höchsten *opalinus*-Ton mit *Leioceras opalinum* (Reinecke) und *Tmetoceras scissum* (Benecke) bildete 1989/1990 die Sohle der Tongrube und war auf viele Quadratmeter aufgeschlossen. Er ist in den oben genannten Profilen nicht erwähnt. Im Mergelstein (Probe 7) einige Zentimeter bis wenige Dezimeter über einer basalen, geröllreichen Kalkbank fand ich zu Jahresbeginn 1990 massenhaft Crinoidensklerite. Darüber folgen noch wenige Meter typischer *opalinus*-Ton mit *Leioceras opalinum* sowie mit charakteristischen Septarien mit Mineral-Auskleidung.

Probe 8 stammt aus den untersten Zentimetern des Tonsteins unmittelbar über einer Kalkknollenlage; diese ist identisch mit Schicht 6 bei Dietl & Rieber (1980) und stellt ungefähr das zeitliche Äquivalent der *staufensis*-Bank benachbarter Gebiete dar. Hier fand ich im Jahre 1984 vereinzelte Crinoidenreste.

Leider ist die Erhaltung in Geisingen nicht so gut wie in Mistelgau und insbesondere in Quedlinburg. Vor allem in der individuenreichen Probe 7 sind die Sklerite oft etwas abgerollt und durch Sammelkristallisation beeinträchtigt. Wie in Probe 2 habe ich in Pr. 7 und 8 zunächst ohne Mikroskop ausgelesen, später jedoch weiteres Material mikroskopisch nachgelesen. Dabei zeigte sich, daß die Cyrtocriniden-Sklerite in Pr. 7 und 8 tatsächlich (und nicht nur scheinbar) im Durchschnitt wesentlich größer sind als in Pr. 1–6.

3. Überblick über die Crinoiden-Fauna und Begründung für die Species-Abgrenzungen

Von Cyrtocrinina und Millericrinina liegen fast ausschließlich disartikulierte Sklerite vor; sehr selten hängen 2–3 Columnalia noch zusammen. Zuerst ist daher das Material in zahlreiche morphologische Sorten zu sortieren und dann kritisch zu prüfen, welche Skleritsorten aufgrund der Ausbildung ihrer Verbindungsflächen, ihrer Größe, ihrer Häufigkeit und ihres gemeinsamen Vorkommens zur gleichen Species gehören. (Die ebenfalls stark disartikulierten Sklerite von Isocrinidae, Pentacrinitidae und Comatulida stören relativ wenig, da sie meist deutlich von Cyrto-/Millericrinina verschieden sind; nur bei wenigen großen und einigen kleinen Skleriten – distalen II Brr und Pinnularia – bleibt unsicher, zu welcher der beiden Großgruppen sie gehören.)

3.1. Identifizierung von *Praetetracrinus doreckae* n. g. n. sp.

Wichtig zur Entschlüsselung der Sklerit-Zusammengehörigkeit sind die (zuerst untersuchten) Proben 7 und 8. Zwar kommen hier (wie in allen Proben) mehrere Species gemeinsam vor, aber eine überwiegt sehr stark: etwa 99% der Cyrtocrinina-Sklerite lassen sich zwanglos zu einer einzigen Species kombinieren: *Praetetracrinus doreckae* n. g. n. sp. Außerdem können die Sklerite hier sehr groß werden und zeigen daher ihre morphologischen Merkmale trotz Abrollung und Sammelkristallisation am ausgeprägtesten. Die neue Species ähnelt *„Plicatocrinus" inornatus* SIMMS 1989 (in der revidierten Fassung, s. 3.6) aus dem Toarcium von Großbritannien sehr stark.

3.2. Unterscheidung zweier Morphotypen-Gruppen (*Praetetracrinus doreckae/inornatus* und *Pr. kutscheri/Shroshaecrinus? quedlinburgensis*)

In den anschließend untersuchten Proben 1 bis 6 kommen mehrere Cyrtocrinina-/Millericrinina-Species in größenordnungsmäßig ähnlicher Häufigkeit vor. Die Zuordnung der Skleritsorten zu den verschiedenen Species ist daher in diesen Proben erschwert.

Während Basalkränze, Radialia und die meisten distalen II Brr nur durch jeweils einen Morphotyp vertreten sind, der – abgesehen von deutlich geringerer Durchschnittsgröße in den Proben 1–6 – keine maßgeblichen Unterschiede zu *doreckae* erkennen läßt, existieren bei Haftscheiben, Columnalia, I Brr_1, I Brr_2 = I Axx, II Brr_1, II Brr_2 und einigen distalen II Brr jeweils zwei Morphotypen, die in der Grundform einander äußerst ähnlich sind, sich aber im Typ ihrer Verbindungsflächen klar voneinander unterscheiden. Der eine Morphotyp entspricht jeweils *doreckae* (aber bleibt kleiner), der andere nicht. Vermittelnde Zwischenformen gibt es nicht; bei hinreichend guter Erhaltung läßt sich fast jeder Sklerit eindeutig einer dieser beiden Morphotypen-Gruppen zuordnen. (Zusätzlich verkompliziert wird die Situation durch die Existenz einer weiteren Morphotyp-Gruppe bei Radialia, I Brr_1 und I Axx, die aber nur in den Proben 5 und 6 und auch dort nur sehr selten vorkommt, s. 3.4).

Innerhalb dieser Morphotypen-Paare verschiebt sich das Häufigkeitsverhältnis im Toarcium und Aalenium in Richtung auf *doreckae/inornatus* (s. Tab. 1); in den Proben 7 und 8 machen die nicht *doreckae*-ähnlichen Formen nur etwa 1% aus.

Offenbar hat die phylogenetische Herausbildung der beiden Morphotypen-Gruppen schon vor dem mittleren Ober-Toarcium stattgefunden, und vom mittleren Ober-Toarcium bis zum Ober-Aalenium findet lediglich die allmähliche Verdrängung des zunächst dominierenden zweiten Morphotyps durch den zunächst nicht so häufigen ersten statt.

3.3. Aufspaltung der zweiten Morphotyp-Gruppe: Unterscheidung zwischen *Praetetracrinus kutscheri* und *Shroshaecrinus? quedlinburgensis*

Obwohl die Änderung des Häufigkeitsverhältnisses der Morphotypen-Paare bei Brachialia einerseits und bei Columnalia und Haftscheiben andererseits im Laufe des Ober-Toarciums und Aaleniums ähnlich ist (Tab. 1; vgl. die erste Prozentzahlen-Reihe mit der zweiten und dritten Prozentzahlen-Reihe), lassen sich die Skeritsorten der zweiten Morphotyp-Gruppe nicht gut zu einer einzigen Species kombinieren, denn die Kronensklerite und Columnalia passen nicht so recht zusammen (genauer: die vierstrahlig-symmetrische Unterseite des Basalkranzes paßt nicht zu den unsymmetrisch-radialstrahligen Verbindungsflächen der Columnalia).

Wahrscheinlich verbergen sich hinter der zweiten Morphotyp-Gruppe zwei Species unterschiedlicher Gattungen: Die Haftscheiben und Columnalia nenne ich *Shroshaecrinus? quedlinburgensis*, die Brachialia *Praetetracrinus kutscheri*. Die Haftscheiben, Columnalia, Basalkränze, Radialia und die meisten distalen II Brr von *kut-*

Tab. 1. Absolute Stückzahlen und Häufigkeitsverhältnisse der wichtigsten Morphotypen-Paare in den Proben 1–8 (wobei die Proben 1–3 zur Erreichung größerer Zahlenwerte aufsummiert wurden).

Probe	1–3	4	5	6	7	8
a. Haftscheiben mit vierstrahligem oder reduziertem Culmina-Muster auf dem Stielansatz	3	–	–	–	2	–
b. Columnalia mit vier-, fünf- oder sechsstrahligem oder reduziertem Culmina-Muster	51	7	30	145	873	37
∑ a+b (Morphotyp 1, *doreckae/inornatus* und *kutscheri*)	54	7	30	145	875	37
c. Haftscheiben mit unsymmetrisch-radialstrahligem Culmina-Muster	1	3	8	–	–	–
d. Columnalia mit unsymmetrisch-radialstrahligem Culmina-Muster	5	1	42	26	2	2
∑ c+d (Morphotyp 2, *quedlinburgensis*)	6	4	50	26	2	2
∑ a+b : ∑ a+b+c+d (in % = Anteil des Morphotyps 1, *doreckae/inornatus* und *kutscheri*)	90,0%	63,6%	37,5%	84,8%	99,8%	94,9%
e. I Brr$_1$, oben mit Synostose	2	–	3+1?	7	38	–
f. I Axx, unten mit Synostose	1	–	–	18+1?	39+1?	2+2?
∑ e+f (Morphotyp 1, *doreckae/inorn.*)	3	–	3+1?	25+1?	77+1?	2+2?
g. I Brr$_1$, oben mit Muskelverbindung	2+1?	–	11	10	–	–
h. I Axx, unten mit Muskelverbindung	2+1?	–	11+1?	7	1	–
∑ g+h (Morphotyp 2, *kutscheri*)	4+2?	–	22+1?	17	1	–
∑ e+f : ∑ e+f+g+h (in % = Anteil des Morphotyps 1, *doreckae/inornatus*)	33,3%	–	14,8%	60,5%	98,7%	100%
i. II Brr$_1$, oben mit Muskelverb. (Morphotyp 1, *doreckae/inornatus*)	15	–	–	4	47	7+3?
j. II Brr$_1$, oben mit Synostose (Morphotyp 2, *kutscheri*)	32+1?	–	2	19+1?	–	–
∑ i : ∑ i+j (in % = Anteil des Morphotyps 1, *doreckae/inornatus*)	31,3%	–	0%	16,7%	100%	100%

scheri sind morphologisch nicht von *doreckae/inornatus* zu unterscheiden, aber sicher im untersuchten Material vorhanden. Schwieriger zu entscheiden ist, welche Kronensklerite zu *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis* gehören (s. 3.4).

3.4. Diskussion einer seltenen dritten Morphotyp-Gruppe

Der seltene dritte Morphotyp der I Brr$_1$ und I Axx (Taf. 7/14–15) zeichnet sich durch Synarthrie-Verbindung aus. Er läßt sich mit einem Radialia-Morphotyp

(Taf. 7/13) kombinieren, der unten links und rechts schräg und deutlich abgestutzt ist, was auf relativ große Basalia und damit auf Isocrinidae oder aber auf *Shroshaecrinus* hinweist. Allerdings wäre das Vorkommen von Synarthrie-Verbindungen in der Krone von Cyrtocriniden (und damit auch von *Praetetracrinus*) äußerst unwahrscheinlich (RASMUSSEN 1978: T828: „No synarthry"; wegen der angeblichen Synarthrien bei *Praetetracrinus inornatus* s. 3.6) und auch bei *Shroshaecrinus* ungewöhnlich. Die Synarthrien sprechen also eher für Isocrinidae. Andererseits spricht für *Shroshaecrinus* und gegen Isocrinidae der geringe Dorsoventral-ø und der gesamte Habitus der dritten Morphotyp-Gruppe sowie ihre Vergesellschaftung mit *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis*-Columnalia in denselben Proben. Mit sehr großer Unsicherheit stelle ich die dritte Morphotyp-Gruppe provisorisch zu *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis.*

3.5. Primaxillaria (I Axx) eines vierten Morphotyps

Die I Axx eines vierten Morphotyps stimmen bezüglich der Ausbildung ihrer Verbindungsflächen mit dem zweiten Morphotyp (*Praetetracrinus kutscheri*) überein; die Sklerite sind jedoch etwas anders geformt und deutlich größer. Da die Kombination dieser I Axx mit anderen Skleriten unklar ist, sind diese I Axx nur unsicher als „*Praetetracrinus*? oder *Tetracrinus*? n. sp." bestimmbar.

3.6. Kritische Revision von „*Plicatocrinus*" *inornatus* SIMMS 1989 anhand einer neuen Großprobe vom locus typicus

Als das Manuskript bereits fast fertiggestellt war, nahm ich am Watton Cliff eine Großprobe und wertete sie aus. SIMMS' Originale kenne ich nur aus seiner Publikation. Grundsätzlich zu beachten ist, daß die Füllung der „neptunian dykes" vor ihrer Ablagerung eine starke Frachtsonderung erfahren hat, und das Häufigkeitsverhältnis der Skleritsorten wechselt im Dezimeterbereich.

SIMMS (1989b: 87) schreibt: „The articulation at IBr1-2 and IIBr1-2 is synarthrial. All other articulations are oblique muscular." Mir gelang trotz intensiver, speziell darauf gerichteter Suche kein einziger Fund einer Synarthrie-Verbindung außer bei vergesellschafteten eindeutigen Isocrinidae; dafür fand ich Synostosen zwischen I Brr_1 und I Axx wie bei *doreckae*. Ich vermute hier entweder einen Fehler von SIMMS oder ein sehr seltenes, in meiner Probe nicht festgestelltes Vorkommen des dritten Morphotyps wie in Probe 5 und 6 (s. 3.4; das Fehlen oder Fast-Fehlen des dritten Morphotyps zusammen mit dem Fehlen von *Shroshaecrinus*? *quedlinburgensis*-Columnalia am Watton Cliff ist ein weiterer, allerdings äußerst vager Hinweis auf deren Zusammengehörigkeit).

Ferner haben weder SIMMS noch ich die für *kutscheri* charakteristischen I Brr_1 und I Axx gefunden: *kutscheri* fehlt am Watton Cliff.

Nach meinen Untersuchungen gibt es am locus typicus von *inornatus* (außer Isocrinidae) zwei *Praetetracrinus*-Species, deren Sklerite im Häufigkeitsverhältnis 2:1 vorkommen, wie Zählungen an den eindeutig zuzuordnenden I Brr_1 und I Axx ergaben.

Die eine – etwas seltenere, größer werdende – ist *inornatus* sensu stricto; sie ist fast identisch mit *doreckae* und erreicht dieselbe Größe wie der *doreckae*/*inornatus*-Morphotyp in den deutschen Proben 1 bis 6; ein Unterschied zu den deutschen Proben ist das extrem häufige, bei fast 50% der Columnalia beobachtete Abweichen von der

Tab. 2. Vergleich der Maximalgrößen von Skleriten der *inornatus/doreckae*-Reihe und von *kutscheri* in den einzelnen Proben (Pr. 4 wegen geringer Stückzahlen weggelassen). Maße in mm.

	Mittleres Ober-Toarcium		Toarcium/Aalenium-Grenzbereich		Höheres Aalenium	
Probe	W	1–3	5	6	7	8
Columnalia-ø	3,3	3,0*	1,1*	2,1*	5,0	6,0
Basalkränze-ø	1,5	1,2*	0,8*	0,8*	2,0	2,1
Radialia-Höhe	2,15	–	1,5*	1,5*	2,8	–
I Brr$_1$-Breite	2,0	1,4	1,0	1,6	3,2	–
I Axx-Breite	2,4	1,9	–	1,6	3,1	2,3
Species	*inornatus*				*doreckae*	
* *inornatus* oder *kutscheri*						
I Brr$_1$-Breite	–	0,9	1,3	1,5	–	–
I Axx-Breite	–	1,1	1,1	1,0	0,6	–
Species	*kutscheri*					

Vierstrahligkeit, wohingegen der Basalkranz, und damit die Krone, auch am Watton Cliff in der Regel vierstrahlig ist. Diese Unregelmäßigkeit bei den Columnalia erscheint m. E. ungeeignet für eine taxonomische Unterscheidung. Wichtiger ist, daß das *inornatus*-Material vom Watton Cliff sich von seiner Größe her sehr gut in die im deutschen Material beobachtete Größenzunahme vom Toarcium und basalen Aalenium (Proben 1 bis 6) zum nichtbasalen Aalenium (Proben 7 und 8) einreiht (s. Tab. 2; das wohl ökologisch bedingte Zwischen-Minimum in den Proben 5 und 6 – Tonsteinfazies – beeinträchtigt diesen Trend nur wenig). Hier findet eine generelle Größenzunahme in einer phylogenetischen Reihe von *inornatus* zu *doreckae* statt; ich bezeichne daher die englischen und deutschen Funde bis einschließlich basales Aalenium als *inornatus*, die jüngeren Funde als *doreckae*.

Die andere – etwas häufigere, kleiner bleibende – *Praetetracrinus*-Species vom Watton Cliff hat noch keinen Namen. Aus Deutschland kenne ich sie nicht. Die Verbindung I Br$_1$–I Ax ist eine gerade Muskelverbindung wie bei *kutscheri*, jedoch unterscheiden sich I Brr$_1$ und I Axx in ihrer Form deutlich von *kutscheri, inornatus* und *doreckae*: sie sind im Vergleich zu ihrer Breite deutlich dicker, und ihr Rand ist stärker gebogen. SIMMS' Taf. 15/13 ist vermutlich ein solches I Ax, kein II Ax. II Axx, die unten eine schiefe Muskelverbindung haben sollten, habe ich bei *Praetetracrinus* weder am Watton Cliff noch in Deutschland gefunden.

II Brr$_1$ gibt es am Watton Cliff in zwei Ausbildungen der oberen Verbindungsfläche: mit Synostose und – nur etwas weniger häufig und durchschnittlich nur geringfügig größer – mit schiefer Muskelverbindung. Da Häufigkeits- und Größenrelationen hier nur undeutliche Hinweise geben, kann ich allenfalls vermuten, daß – analog zu *inornatus/doreckae* und *kutscheri* in Deutschland – die II Brr$_1$ mit Muskelverbindung zu *inornatus* und die mit Synostose zur unbenannten Species gehören. Beiden II Brr$_1$-Sorten fehlt ein Pinnularsockel; die erste Pinnule saß also (wie im deutschen Material) am II Br$_2$, nicht am II Br$_1$.

Die übrigen *Praetetracrinus*-Skleritsorten vom Watton Cliff zeigen keine morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Species; das gilt auch für die Radialia. Daß das Radiale, das SIMMS (Taf. 15/1) zum Holotyp von *inornatus* bestimmte, den-

Tab. 3. Revidierte Bestimmung der von Simms (1989b) auf seiner Taf. 15 als ‚*Plicatocrinus inornatus*‘ abgebildeten Exemplare.

Bestimmung	*Praetetracrinus inornatus*	*Praetetracrinus inornatus* oder unbenannte sp.	*Praetetracrinus* unbenannte sp.	Isocrinidae g. et sp. indet.
Simms Fig.	1, 2, 3, 4, 5, 7 (steht Kopf), 11, 15, 16, 21, 22, 25	6, 8, 9, 10, 12 18, 19, 23, 24	13	14, 17, 20

Tab. 4. Unterscheidungsmerkmale der *Praetetracrinus*-Species aus Toarcium und Aalenium.

Species	*inornatus* Simms	*doreckae* n. sp.	*kutscheri* n. sp.	unbenannte sp.
relative Größe	mittel	groß	mittel (bis klein)	klein
Columnalia	oft nicht vierstrahlig	meist vierstrahlig	meist vierstrahlig	(nicht von *inornatus* zu unterscheiden)
Form Verb. I Br$_1$–I Ax	dünn	dünn	dünn	dick
Typ Verb. I Br$_1$–I Ax	Synostose (keine Synarthrie!)	Synostose	gerade Muskelverb.	gerade Muskelverb.
Typ Verb. II Br$_{1-2}$	wahrscheinl. Muskelverb. (keine Synarthrie!)	Muskelverb.	Synostose	wahrscheinl. Synostose
Synostosen distal vom II Br$_2$	vermutlich fehlend	fehlend	vorhanden	evtl. vorhanden (nicht von *inornatus* zu unterscheiden)
Stratigraphie	mittl. Ober-Toarcium bis basales Aalenium	höh. Unter-Aalenium bis mindest. Ober-Aalenium	mittl. Ober-Toarcium bis höheres Unter-Aalenium (im höh. Unter-Aalenium sehr selten)	mittl. Ober-Toarcium
Geographische Verbreitung	England und Deutschland	Deutschland	Deutschland	England

(Verb. = Verbindung; gesperrt = wichtiger Unterschied) noch zuzuordnen ist, verdankt es allein seiner Größe: es ist 2,1 mm breit. Da die I Brr_1 und I Axx der unbenannten Species nur maximal 1,5 mm breit werden und zu Radialia etwa der gleichen Breite gehören müssen, gilt der Name *inornatus* eindeutig für die größere der beiden Species.

Am oberen Außenrand geknickte II Brr (SIMMS' Taf. 15/17 und 20) und in der Mitte eingeschnürte Pinnularia (SIMMS' Taf. 15/14) kommen auch in den deutschen Proben vor; sie gehören m. E. zu Isocrinidae.

4. Systematischer Teil

Unterklasse Articulata ZITTEL 1879
Ordnung Millericrinida SIEVERTS-DORECK 1952
Unterordnung Cyrtocrinina SIEVERTS-DORECK 1952
Infraordnung Cyrtocrinidia SIEVERTS-DORECK 1952
Familie Plicatocrinidae ZITTEL 1879

Anmerkung. – Oberhalb des Gattungsniveaus folge ich der von SIMMS (1989b) vorgeschlagenen, sowohl vom „Treatise" als auch von KLIKUSHIN (1987) abweichenden Systematik, da sie die m. E. engen Beziehungen von Millericriniden und Cyrtocriniden besser darstellt, indem die Unterscheidung der beiden Gruppen vom Ordnungs- zum Unterordnungsniveau hinabverlegt wird. (Die Angabe "Syzygy at II Br $_{4-5}$" in der Diagnose der Ordnung Millericrinida bei SIMMS 1989b: 83 trifft jedoch keinesfalls für sämtliche Millericriniden und Cyrtocriniden zu.)

Gattung *Praetetracrinus* n. g.

Typus-Species: *Praetetracrinus doreckae* n. sp.

Weitere Species:

„Plicatocrinus" inornatus SIMMS 1989.

Praetetracrinus kutscheri n. sp.

Unbenannte Species (s. 3.6).

„Tetracrinus" sp. 1, 2 und 3 SIEVERTS-DORECK 1964, pars (z. T. synonym mit *Praetetracrinus doreckae* n. sp., z. T. anderen Species oder Gattungen zuzuordnen; jedenfalls noch näher zu untersuchen).

Plicatocrinus tetragonus JAEKEL 1892, pars (Taf. 25/16–17 und evtl. weitere Sklerite). Die Zuordnung der Sklerite aus Hansdorf zu verschiedenen Species und Gattungen müßte neu untersucht werden. Ferner vielleicht *Plicatocrinus hexagonus* sensu JAEKEL 1892, pars (Taf. 26/8 und evtl. weitere).

Evtl. „*Praetetracrinus*? oder *Tetracrinus*? n. sp.".

Derivatio nominis: Prae (lat.) = vor; die Gattung ist phylogenetischer Vorläufer von *Tetracrinus*.

Stratigraphie: Ober-Pliensbachium bis Unter-Toarcium unsicher; mittleres Ober-Toarcium bis Ober-Aalenium; Bajocium bis Tithonium revisionsbedürftig.

Diagnose. – Stiel aus zahlreichen Columnalia.

- Columnalia rund; Verhältnis Höhe : ø sehr variabel.
- Culmina auf den Verbindungsflächen der Columnalia zumindest des proximalen Stielbereiches deutlich in vier Gruppen aufgeteilt.
- Columnalia und Kelch in der Regel vierstrahlig; jedoch kommen drei- bis achtstrahlige Exemplare vor.
- Basalia zu einem niedrigen Basalkranz verwachsen, der im ø etwa den Columnalia entspricht. Innerhalb des Basalkranzes erscheint die Kelchhöhle in der Jugend

breit, im Alter schmal; ihre Größe nimmt eine Mittelstellung zwischen *Plicatocrinus* und *Tetracrinus* ein.
- In der Regel 4 dünne, hohe Radialia.
- I Br_1 und I Br_2 = I Ax ebenfalls dünn und nicht miteinander verwachsen; durch Synostose oder Muskelverbindung miteinander verbunden.
- Krone endet i. d. R. mit acht Armen (Sekundibrachia), da II Axx nicht oder höchstens sehr selten vorkommen.
- Verbindung II Br_1–II Br_2 Muskelverbindung oder Synostose (soweit bisher bekannt, jeweils gerade umgekehrt wie bei I Br_1–I Ax).
- Erste Pinnule stets am II Br_2.
- Pinnularia nicht oder höchstens teilweise miteinander verwachsen.

Vergleiche

Gemeinsamkeiten von *Praetetracrinus* mit *Plicatocrinus* MÜNSTER 1839:
- Columnalia überwiegend schlank und hoch.
- Radialia dünn und hoch (wie bei den meisten Lias-Cyrtocriniden).
- Basalia zu einem Basalkranz verwachsen.
- Bei kleinen Basalkränzen Kelchhöhle breit.

Unterschiede von *Praetetracrinus* gegenüber *Plicatocrinus*:
- Vierstrahliger Bau (möglicherweise gibt es bei *Plicatocrinus* im Oberjura neben den gut untersuchten sechsstrahligen Species auch weniger bekannte vierstrahlige Species).
- Stiel wahrscheinlich länger (Stiellänge von *Plicatocrinus* jedoch bisher kaum bekannt).
- Bei großen Basalkränzen Kelchhöhle schmaler.
- Obere Verbindungsfläche des Radiale nimmt fast dessen Gesamtbreite ein (bei *Plicatocrinus* ist die Gesamtbreite meist größer als die der Verbindungsfläche).
- I Br_1 und I Ax nicht miteinander verwachsen (bei *Plicatocrinus* nur bei primitiven nicht verwachsen, bei fortschrittlicheren verwachsen).
- Erste Pinnule am II Br_2 statt am II Br_1.
- In den Armen an einigen Stellen nichtmuskuläre Verbindungen (Synostosen) vorhanden.
- Pinnularia nicht verwachsen. (Bei *Plicatocrinus* Pinnularia nur im untersten Armabschnitt nicht verwachsen, alle übrigen zu länglichen, säbel- oder stachelförmigen Gebilden verwachsen; s. SIEVERTS-DORECK 1964: 134. Die Aussage „Pinnulars not fused“ in der Gattungsdiagnose von *Plicatocrinus* bei SIMMS 1989b: 86 ist demnach unzutreffend.)

Gemeinsamkeiten von *Praetetracrinus* mit *Tetracrinus* MÜNSTER 1839:
- Vierstrahliger Bau.
- Basalia zu einem Basalkranz verwachsen.
- Bei großen Basalkränzen Kelchhöhle schmal.
- Erste Pinnule am II Br_2.
- Sklerite seitlich oft granuliert (bei *Tetracrinus* ganz überwiegend granuliert.)

Unterschiede von *Praetetracrinus* gegenüber *Tetracrinus*:
- Columnalia überwiegend schlanker und höher.

- Vierstrahliger Bau am Culmina-Muster auf den Verbindungsflächen der meisten Columnalia deutlich erkennbar (bei *Tetracrinus* meist nur angedeutet).
- Stiel erheblich länger.
- Bei kleinen Basalkränzen Kelchhöhle breiter.
- Radialia dünner und höher. (Die kompakten Radialia von *Tetracrinus* sind wohl eine späte Spezialisierung.)
- I Br_1 und I Ax nicht miteinander verwachsen.
- In den Armen an einigen Stellen nichtmuskuläre Verbindungen (Synostosen) vorhanden.
- Pinnularia nicht verwachsen. (Bei *Tetracrinus* Pinnularia nur im untersten Armabschnitt nicht verwachsen, alle übrigen zu länglichen, rinnenförmigen Gebilden verwachsen; s. SIEVERTS-DORECK 1964: 134.)

Praetetracrinus doreckae n. sp.

Abb. 2; Taf. 1, alle Fig.; Taf. 2/2–10; Taf. 3–5, alle Fig.

Holotypus: Original zu Abb. 2 u. Taf. 1/3a–c; SMNS Nr. 62568/1. Ein mäßig schlankes, zylindrisches, an den Seiten ganz schwach konkaves Columnale von 1,3 mm ø und 2,3 mm Höhe.

Stratum typicum: Oberer Opalinus-Ton (Probe 7), höheres Unter-Aalenium.

Locus typicus: Tongrube Geisingen/Donau.

Stratigraphie: Höheres Unter-Aalenium bis Ober-Aalenium, *murchisonae*-Zone; Bajocium bis Unter-Callovium und Ober-Jura unsicher.

Derivatio nominis: Zu Ehren der Echinodermen-Spezialistin Frau Dr. H. SIEVERTS-DORECK (†), die Formen der Gattung *Praetetracrinus* zuerst erkannte und sie als *Tetracrinus* sp. beschrieb.

Diagnose. – Eine Species der Gattung *Praetetracrinus*. Nur selten Abweichungen von der Vierstrahligkeit. Verbindung I Br_1–I Br_2 stets eine Synostose; zwischen II Brr fehlen Synostosen offenbar ganz. Sonst in den Armen nur Muskelverbindungen. Ist das jüngere, großwüchsige Glied der phylogenetischen Reihe *inornatus–doreckae*.

Beschreibung

Vorbemerkung. – Im höheren Unter-Aalenium (Probe 7) kommt neben *doreckae* noch sehr selten *kutscheri* vor. Prinzipiell sind nur I Brr_1, I Axx, II Brr_1 sowie distale II Brr mit Synostose eindeutig entweder als *doreckae* oder als *kutscheri* bestimmbar. In Probe 7 überwiegt jedoch *doreckae* so sehr (s. Tab. 1), daß auch alle anderen *Praetetracrinus*-Sklerite, also alle Haftscheiben, Columnalia, Basalkränze, Radialia, distalen II Brr mit Muskelverbindungen oben und unten sowie Pinnularia, mit etwa 99%iger Wahrscheinlichkeit zu *doreckae* gestellt werden können und die geringe Rest-Fehlermöglichkeit in Kauf genommen wird.

Haftscheiben (Taf. 1/1). – Zwei sehr verschiedene Exemplare. Die kleinere Haftscheibe, sehr ähnlich *inornatus*, ø etwa 2 mm, ist auf unbekanntem Substrat mit unregelmäßiger Oberfläche fixiert gewesen. Oberseite der Haftscheibe ziemlich glatt. Aus der dünnen Grundfläche erhebt sich etwas exzentrisch und nicht ganz vertikal ein zylindrischer, oben korrodiert-konvexer Stielansatz von ca. 0,9 mm ø und ca. 1,3 mm Höhe. Verbindungsfläche schlecht erhalten, mit vier undeutlichen Erhebungen um den runden Zentralkanal.

Die zweite Haftscheibe ist erheblich größer (ø fast 11 mm) und dicker (bis 4 mm), aber sehr schlecht erhalten.

In Probe 7 wurden 873 Columnalia und 35 Basalkränze gefunden, aber nur 2 Haftscheiben. Auch auf der geröllreichen Kalkbank unter Probe 7 wurden trotz aufmerk-

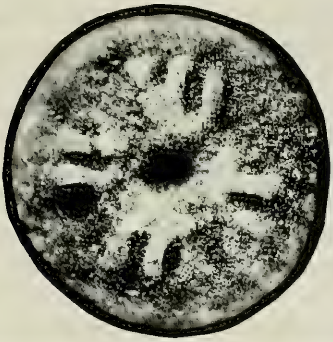


Abb. 2. Holotypus von *Praetetracrinus doreckae* n. sp. Columnale, Verbindungsfläche, ø 1,3 mm. Höheres Unter-Aalenium (Probe 7), Tongrube Geisingen/Donau, SMNS Nr. 62568/1.

samer Suche keine weiteren Haftscheiben entdeckt. Dies spricht dafür, daß in diesem Fall Lebensort und Einbettungsort nicht ganz identisch, jedoch wegen der Häufigkeit der übrigen Sklerite nicht weit voneinander entfernt waren.

Columnalia (Abb. 2; Taf. 1/2–24; Taf. 2/2–10). – ø meist 1–4 mm, maximal 5 mm (Probe 7) bzw. 6 mm (Probe 8); Höhe meist ca. 2–3 mm (Taf. 1/2, 3c, 5b, 6b, 7b). Verhältnis Höhe:ø oft etwa 1,25–2,5, ausnahmsweise 3,5. Verhältnis ≦ 1 (Taf. 1/8b, 9b, 10b, 18a, 18b, 23b; Taf. 2/3b, 6) nur bei 16,9% der Columnalia in Probe 7 sowie bei 16,2% in Probe 8; einige extrem niedrige Exemplare stammen wahrscheinlich aus dem proximalen Stielbereich.

Aus Probe 7 wurden 818 von 873 Columnalia untersucht, aus Probe 8 alle 37.

Die Columnalia sind sehr variabel. Verbindungsflächen zumindest der kleinen und mittleren Columnalia (d. h. ø ≦ ca. 2,2 mm) in der Regel mit kreuzförmig-vierstrahligem Muster aus vier Gruppen von je 2–4, sehr selten 5 Culmina (Taf. 1/3a, 3b, 6a, 8a, 9a, 10a, 12a), die mehr zentral oder mehr peripher liegen können. Sehr selten in Probe 7 (4 Exemplare), häufiger in Probe 8 (6 Exemplare) „vermiculieren“ die Culmina in unregelmäßiger Weise (Taf. 1/7a, 13a); dies ist wohl eine phylogenetische Weiterentwicklung im Laufe des Aalenium, denn in den Proben 1–6 fehlen bei *inornatus* und *kutscheri* vermiculierende Culmina.

Bei einigen kleinen und mittelgroßen, besonders aber bei großen Columnalia ≧ ca. 2 mm ø konzentrieren sich die Culmina um das Zentrum; sie werden vor allem durch ontogenetische Reduktion, z. T. zusätzlich durch postmortale Korrosion so kurz und undeutlich, daß das vierstrahlige Culmina-Muster kaum oder gar nicht mehr erkennbar ist, sondern nur noch eine undeutliche Erhebung um den Zentralkanal. Überhaupt sind Korrosionserscheinungen bei diesen großen Columnalia häufiger und stärker.

Bei vielen großen Columnalia mit reduzierten Culmina ist die Verbindungsfläche von einem Ringwall umgrenzt (Taf. 2/2a, 3a, 3c, 4, 9a). Nur bei 1 Exemplar aus Probe 7 ist der Ringwall aufgelöst zu einem zusätzlichen, peripheren Culmina-Kranz, wie er bei *inornatus* am Watton Cliff etwas häufiger und viel deutlicher vorkommt.

Die großen Columnalia mit zentral gelegenen, reduzierten Culmina sind Adult-Exemplare. Sie saßen offenbar vor allem im distalen Stielbereich; dafür spricht erstens der analog ausgebildete Stielansatz auf der einen Haftscheibe und zweitens vor allem das Fehlen einer Basalkranz-Variante, die von der Größe und vom Culmina-Muster her zu diesen Columnalia passen würde.

Von 818 Columnalia aus Probe 7 läßt sich bei 666 noch die Symmetrie des Culmina-Musters identifizieren; nur 11 = 1,7% davon, also erheblich weniger als bei *inornatus* vom Watton Cliff, sind nicht vierstrahlig (Taf. 1/4, 5a): 9 fünfstrahlig (davon 2 nur auf einer Verbindungsfläche fünfstrahlig und auf der anderen vierstrahlig), 2 sechsstrahlig. In Probe 8 keine Abweichung von der Vierstrahligkeit.

Querschnitt der Columnalia meist kreisrund; häufig leichte Deformationen, aber keine ausgeprägt elliptischen Umrisse wie bei *inornatus* vom Watton Cliff (Simms: Taf. 15/12).

Zentralkanal in der Regel rund, sehr selten viereckig.

Verbindungsflächen meist eben; gelegentliche Konvexität und Konkavität oft infolge postmortaler Korrosion, manchmal jedoch primär vorhanden. Konkave Verbindungsflächen sind bei kleinen, niedrigen (d. h. Höhe geringer als ø) Columnalia wesentlich häufiger als bei hohen. Konvexe Verbindungsflächen – primär konvex oder postmortal korrodiert – relativ häufig bei großen Columnalia mit reduzierten Culmina.

Seiten bei kleinen und mittelgroßen Columnalia gerade, schwach konkav, schwach oder mäßig konvex, bei großen Columnalia meist mehr oder weniger deutlich konvex, einige Columnalia fast kugelförmig (Taf. 2/8, 9).

In Probe 7 besitzen 21,6% der 528 kleinen und mittelgroßen Columnalia mit deutlichem Culmina-Muster (in Probe 8 6,9% von 29) an der Seite eine sehr schwach bis sehr deutlich ausgeprägte ringwulstförmige Verdickung – meist in der Mitte (Taf. 1/11, 12b) oder etwas nach oben oder unten verschoben. Ringwulst manchmal auch farblich etwas abgehoben (Taf. 1/13b). Selten zwei Ringwülste übereinander. Ringwülste kommen bei hohen und bei niedrigen Columnalia vor. Columnalia mit Ringwulst bildete Jaekel (1892: Taf. 26/8) aus dem Ober-Jura ab und stellte sie „wahrscheinlich zu *Plicatocrinus hexagonus*".

Obere und untere Verbindungsfläche gelegentlich ungleich groß (Probe 7: 2,0% der Columnalia; Probe 8: 2,7%; Taf. 1/14–15, Taf. 2/5) – Regenerationen nach Verletzungen?

Columnalia gelegentlich schief mit nicht parallel zueinander liegenden Verbindungsflächen (Probe 7: 1,6% der Columnalia; Probe 8: 2,7%; Taf. 2/6, 10), vor allem bei mittelgroßen bis großen Exemplaren mit mehr oder weniger reduzierten, zentral liegenden Culmina und hier wiederum besonders bei niedrigen Exemplaren. Vermutlich waren sie in distaler Position und sollten den Stiel auf einem schiefen Substrat vertikal ausrichten.

Seitlich schwach bis kräftig granuliert sind 18,8% der Columnalia aus Probe 7 und 2,7% aus Probe 8 (Taf. 1/22, 23b), vor allem niedrige Exemplare in einem Verhältnis Höhe : ø $\leqq$ 1,5 sowie Exemplare mit konkaven Seiten.

Scharfe Rillen an den Seiten haben 5,3% der Columnalia aus Probe 7 (Taf. 1/17–20), keines aus Probe 8. Betroffen sind hohe, kleine bis mittelgroße Columnalia, also wohl der mittlere bis distale Stielbereich junger bis mäßig alter Exemplare. Meist mehrere Rillen etwa vertikal und etwa parallel zueinander, oft sind sie durch schräge oder horizontale Rillen miteinander vernetzt; seltener herrschen horizontale Rillen vor. Vermutlich sind es Bißspuren. Vernarbungen in Form von Granula am Rande der Rillen zeigen, daß die Crinoiden die Verletzungen oft überlebt haben.

Eindeutige Myzostomidencysten nur bei 2 Columnalia aus Probe 8 (Taf. 1/16).

In Probe 7 kommen auf 873 Columnalia 35 Basalkränze; demnach bestand der Stiel aus etwa 25 Columnalia. Bei einer Columnalia-Höhe von 2–3 mm war der Stiel also rund 50–75 mm lang.

Basalkränze (Taf. 3/1–6). – Diagonal-ø in Probe 7 0,5–2,0 mm (häufig 1,5–1,9 mm), beim Exemplar aus Probe 8 (Taf. 3/1) 2,1 mm. Im Vergleich zu manchen Columnalia, Radialia und Primibrachialia bleiben die Basalkränze offenbar stets relativ klein. Verhältnis Höhe : ø variabel; bei Basalkränzen von 0,5–1,0 mm ø beträgt es 0,37–0,45, bei 1,1–1,5 mm ø 0,33–0,55, bei 1,6–2,1 mm ø 0,36–0,56.

Basalkranz aus vier miteinander verwachsenen Basalia. Bei *doreckae* stets komplett erhalten, es sind also keine Nähte mehr nachweisbar, an denen der Kranz hätte postmortal in einzelne Basalia zerfallen können (Gegensatz zu einem *inornatus*- oder *kutscheri*-Exemplar aus Probe 6).

Ein Basalkranz aus Probe 7 (= 2,9%) ist dreistrahlig, die anderen vierstrahlig. Nur wenige Basalkränze sind geringfügig schief, einer (der zweitgrößte) deutlich schief; bei ihm ist die eine Außenansicht doppelt so hoch wie die gegenüberliegende.

Umriß der Basalkränze stark gerundet subquadratisch bis fast völlig rund. Außenansicht schüsselförmig, d. h. Unterseite etwas kleiner als Oberseite, Seiten gerade bis konvex.

Außenansicht bei Stücken bis 1,0 mm ø stets fein, aber deutlich granuliert, bei 1,1–1,4 mm deutlich, schwach oder nicht granuliert, über 1,5 mm stets ungranuliert.

Untere Verbindungsfläche mäßig konkav bis halbkugelig-konkav eingemuldet, mit deutlichem Muster aus vier meist peripher liegenden, kreuzförmig angeordneten Culmina-Gruppen wie bei den meisten Columnalia.

Oberseite aus vier gleich großen, fast ebenen, unskulptierten Verbindungsflächen (Synostosen) zu den Radialia. Verbindungsflächen meist schwach nach außen geneigt; bei wenigen Exemplaren, auch beim großen aus Probe 8, horizontal bis geringfügig nach innen geneigt. Die vier Synostosen stoßen lateral an je einer niedrigen Leiste aneinander.

Im Zentrum der Oberseite bildet der untere Teil der Kelchhöhle eine tiefe, rundliche bis kreuzförmige Depression (Kreuzspitzen in radialer Richtung). Der relative ø dieser Kelchhöhle (bezogen auf den ø des Basalkranzes) verringert sich im Laufe des Wachstums auffallend stark; deshalb ähneln kleine Basalkränze denen von *Plicatocrinus*, große denen von *Tetracrinus*. Bei Basalkränzen von 0,5–1,0 mm ø beträgt der relative ø der Kelchhöhle 50–70%, bei 1,1–1,5 mm 40–55%, bei 1,6–2,1 mm 30–50%. (Infolge diagenetischer Verengung durch Sammelkristallisation können diese Werte etwas zu niedrig sein.)

Kronensklerite allgemein. – Aufgrund der großen Kelchhöhle sind Radialia und I Brr_1 auffallend dünne Plättchen.

Das Verhältnis Höhe : Breite verringert sich mit Ausnahme der Radialia im Lauf des Wachstums stark. Während es bei Radialia und I Brr_1 auch innerhalb der gleichen Altersstufe stark variiert, ist diese Variation bei I Brr_2 = I Axx geringer, und bei II Brr bleibt die Höhe etwa konstant, während die Breite stark zunimmt.

Außenansicht der Kronensklerite in Horizontalrichtung konvex gewölbt, besonders stark an der Verbindung I Br_1–I Ax; I Brr_1 daher oben viel stärker gewölbt als unten.

Bei mittelgroßen und großen I Brr_1, I Axx und II Brr_1 geht die konvexe Wölbung zu den beiden Lateralkanten hin (bzw. bei II Brr_1 zur längeren Lateralkante hin) in eine schwache konkave Wölbung über, so daß die Lateralkanten wie „Flügel“

abstehen. Diese laufen ziemlich spitz zu, d. h. die Berührungskanten benachbarter I Brr_1, I Axx und zum Teil II Brr_1 sind äußerst schmal – schmaler noch als bei den Radialia. Von den II Brr_2 an sind keine Flügel mehr ausgebildet.

Außenseite in Vertikalrichtung meist etwas konkav gewölbt: bei I Brr_1 schwach und nur in den Lateralbereichen, bei I Axx viel stärker: in den Lateralbereichen der I Axx, unter den oft lippenartig vorgezogenen Oberkanten, bildet sich sogar oft je ein „Grübchen".

Außer den Synostosen I Brr_1–I Axx gibt es in den Armen höchstwahrscheinlich nur Muskelverbindungen: Radialia–I Brr_1 gerade, alle anderen mehr oder weniger schief. Grundform stets gleich: die scharf ausgeprägte Transversalleiste trennt die breite, aber nur einen geringen Dorsoventral-ø aufweisende dorsale Ligamentfläche und die große, aber kaum abgegrenzte oder strukturierte interartikuläre Ligamentfläche. Muskelansatzstellen im ventralen Drittel der Verbindungsfläche klein.

Außenansicht der Radialia, Brachialia und Pinnularia unskulptiert oder fein skulptiert: feine Granulation oder – besonders bei kleinen Exemplaren – kleine unregelmäßige, etwa vertikal angeordnete Leisten.

Radialia (Taf. 3/7–11). – Breite bis 3,3 mm, Höhe bis 2,8 mm. Verhältnis Höhe : Breite bei Radialia aller Altersgruppen sehr variabel: 0,67–1,23, meist etwas > 1.

Außenansicht schlank, umgekehrt-trapezförmig bis dreieckig mit gekappter unterer Spitze. Lateralkanten unten und in der Mitte konkav, oben etwas konvex. Oberkante mit je einer kleinen Erhebung an den beiden Berührungsstellen der Transversalleiste mit der Peripherie, ferner außen mit je einer meist größeren Erhebung.

Radialia meist bilateralsymmetrisch, nicht selten aber auch geringfügig schief, dann linke und rechte Lateralkante nicht gleich hoch und obere und untere Verbindungsfläche nicht ganz parallel zueinander.

Untere Verbindungsfläche eine völlig glatte, viertelkreisförmige Synostose, in Form und Größe passend zu den Verbindungsflächen auf dem Basalkranz. Kein Knick wie bei *Amaltheocrinus*-Radialia aus dem Pliensbachium, s. JÄGER (1985: 86, Taf. 2/3–4 u. 1993, Abb. 33c).

Die schmalen, völlig glatten Lateralseiten – Verbindungsflächen zu den benachbarten Radialia – stehen, dem vierstrahligen Kelchbau entsprechend, im Winkel von ca. 90° zueinander. In Ventralansicht steht die große Kelchhöhle zwischen den schmalen Lateralseiten.

Obere Verbindungsfläche (gerade Muskelverbindung) viertelkreisförmig. Transversalleiste relativ weit dorsal; ihre Länge erreicht daher nur etwa 60% der Breite der oberen Verbindungsfläche. Dorsale Ligamentfläche schwach nach außen geneigt; Bereich ventral der Transversalleiste stark nach innen geneigt.

I Brr_1 (Taf. 4/1–6). – Breite bis 3,2 mm, Höhe bis 1,5 mm. Verhältnis Höhe : Breite variabel mit Wachstumsallometrie: bei kleinen Stücken von 1,0–2,0 mm Breite beträgt es 0,5 bis 0,85, bei großen Stücken von 2,0–3,2 mm Breite 0,4–0,6.

Außenansicht rechteckig; die unteren beiden Ecken abgestutzt, passend zu den äußeren Erhebungen der Radialia. Lateralkanten parallel zueinander oder – besonders bei kleinen Exemplaren – etwas nach oben konvergierend.

Ventralansicht mit sehr breiter, aber weniger stark konkaver Einmuldung als bei den Radialia.

Untere Verbindungsfläche wie die obere des Radiale; auch hier dorsales Drittel der Verbindungsfläche schwach nach außen geneigt, Ventralbereich stark nach innen geneigt.

Obere Verbindungsfläche eine völlig ebene und (abgesehen vom Zentralkanal) unskulptierte Synostose. Umriß viel stärker gewölbt, Armbrust-Bogen-förmig. Synostose horizontal bis schwach nach innen geneigt.

I Brr_2 = I Axx (Taf. 4/7–12). – In Probe 7 Breite bis 3,1 mm, Höhe bis 1,8 mm; in Probe 8 (nur 4 Exemplare) Breite bis 2,3 mm, Höhe bis 1,3 mm. Verhältnis Höhe : Breite: bei 0,4 mm Breite (nur 1 Exemplar) 1,25; bei 1,1–3,1 mm Breite 0,5–0,91.

Außenansicht fünfeckig: Unterkante gerade; Lateralkanten parallel zueinander oder häufiger etwas nach oben konvergierend, bei kleinen und mittelgroßen Exemplaren manchmal etwas konkav gebogen; die beiden Oberkanten etwas konkav gebogen und in stumpfem Winkel aufeinandertreffend, ein niedriges „Dach" bildend.

Einige Exemplare geringfügig schief, d. h. linke und rechte Lateralkante ungleich hoch. Ventralfurche manchmal etwas exzentrisch.

Ventralansicht mancher kleinen Exemplare mit einem nur schmalen, tiefen Schlitz zwischen schmalen Ventrolateralbereichen. Mit zunehmendem Alter verbreitern sich die beiden Ventrolateralbereiche zu nahezu ebenen und einander parallelen Flächen, unterbrochen von der zunächst noch schmalen Ventralfurche. Schließlich verbreitert sich auch die Ventralfurche sehr stark, ohne an Tiefe zuzunehmen.

Untere Verbindungsfläche eine glatte Synostose wie die obere des I Br_1; bei den kleinsten Exemplaren oft deutlich nach außen geneigt, sonst etwa horizontal.

Obere Verbindungsflächen zwei Muskelverbindungen, zusammen Armbrust-Bogen-förmig bis halbkreisförmig mit meist abgesetzten „Flügeln", breit und in Dorsoventralrichtung kurz. Im Vergleich zur ähnlichen Verbindungsfläche des Radiale liegt die Transversalleiste nicht so weit dorsal und nimmt fast die gesamte Breite der Verbindungsfläche ein. Dorsalbereich geringfügig nach außen, Ventralbereich deutlich nach innen gebogen.

II Brr_1 (Taf. 5/1–7). – Breite nimmt während des Wachstums stark zu: von 0,5 auf maximal 2,3 mm. Höhe fast immer 0,8–1,5 mm.

Außenansicht viereckig. Ober- und Unterkante deutlich schief zueinander; daher beide Lateralkanten ungleich lang, in der Regel nach oben konvergierend, bei manchen sehr kleinen Exemplaren aber parallel zueinander. Kürzere Lateralkante bei großen und mittelgroßen Exemplaren deutlich konkav gebogen, so daß der Sklerit gekrümmt erscheint. Längere Lateralkante gerade oder schwach konkav oder (bei einigen großen und mittelgroßen Exemplaren; Taf. 5/3–4) mit einem scharfen, konvexen Knick; dieser markiert das Höhenniveau, von dem an diese II Brr_1 sich bei einer geschlossenen Krone lateral nicht mehr berühren. – Ventralfurche schmal und tief.

Untere Verbindungsfläche eine schiefe Muskelverbindung, breit und in Dorsoventralrichtung kurz. Bereich dorsal von der Transversalleiste schwach nach außen, Bereich ventral davon stark nach innen geneigt: die Verbindung I Ax–II Br_1 muß sehr beweglich gewesen sein.

Obere Verbindungsfläche ebenfalls eine schiefe Muskelverbindung, etwas weniger breit und von etwas größerem Dorsoventral-ø als die untere. Bereiche dorsal bzw. ventral der Transversalleiste nur schwach nach außen bzw. nach innen geneigt.

Obere Verbindungsfläche der II Brr$_1$ stets ohne Pinnularsockel (Gegensatz zu II Brr$_{2...n}$, wichtig zur Unterscheidung). Die ersten Pinnulae saßen also an den II Brr$_2$.

Kleine, sehr schlanke Exemplare können nicht sicher von proximalen Pinnularia unterschieden werden.

II Brr$_{2...n}$ mit Muskelverbindung oben und unten (Taf. 5/8–17). – Breite nimmt (wie bei II Brr$_1$) während des Wachstums stark zu: 0,5–2,2 mm. Höhe etwas variabler als bei II Brr$_1$: 0,7–1,7 mm.

Außenansicht viereckig: Ober- und Unterkante gerade bis schwach konkav und nicht parallel zueinander; bei kleinen Exemplaren besonders großer Winkel zwischen Ober- und Unterkante. Lateralkanten ungleich lang, gerade bis konkav; die kürzere stärker konkav als die längere. Bei kleinen bis mittelgroßen Exemplaren oben links oder rechts eine fünfte Kante: die vom Pinnularsockel verursachte Abstutzung. Bei großen Exemplaren Pinnularsockel zwar vorhanden, aber in Außenansicht nicht sichtbar.

„Knicke" (auch bei II Brr$_1$) an den beiden Einmündungen der Transversalleiste in die Peripherie, nicht jedoch dazwischen wie bei Simms (Taf. 15/17 und 20; m. E. zu Isocrinidae zu stellen).

Obere und untere Verbindungsflächen schiefe Muskelverbindungen, Umriß verzerrt breit-U-förmig, wobei die Schenkel des „U" nach ventral konvergieren. Die schmale, tiefe Ventralfurche verursacht einen scharfen, V-förmigen Einschnitt. Transversalleiste manchmal auf dem größten ø der Verbindungsfläche, manchmal etwas dorsal davon.

Im Gegensatz zu II Brr$_1$ unterscheiden sich die Breite und der Dorsoventral-ø der oberen und unteren Verbindungsfläche kaum voneinander. Ventralbereich der unteren Verbindungsfläche weniger stark nach innen geneigt als bei II Brr$_1$.

Regeneration an 1 Exemplar aus Probe 7: Obere Verbindungsfläche und Pinnularsockel besonders klein und nach ventral versetzt.

Pinnularsockel fällt bei kleinen und mittelgroßen Exemplaren schräg nach ventral-lateral ab, bei großen nach ventral. Größenunterschied zwischen oberer Verbindungsfläche und Pinnularsockel bei großen Exemplaren erheblich, bei kleinen gering. Manche kleinen Exemplare (Taf. 5/14) sehen bei flüchtiger Betrachtung aus wie II Axx; aber Pinnularsockel in der Regel etwas kleiner und etwas stärker geneigt als die obere Verbindungsfläche zum nächsten II Br. Echte II Axx unbekannt; die Krone endet also mit 8 Sekundibrachia.

Auf etwa 6 II Brr$_{2...n}$ kommt 1 II Br$_1$; demnach bestanden die Sekundibrachia aus etwa 7 II Brr; in Wirklichkeit können es noch mehr gewesen sein, falls einige kleine distale Exemplare übersehen wurden.

Pinnularia (Taf. 5/18–20). – Schlank; ø (maximal 0,8 mm) stets deutlich geringer als Höhe (maximal 2,0 mm). Umriß der Verbindungsflächen meist U-förmig, weniger häufig V-förmig; manchmal untere Verbindungsfläche U-förmig, die obere V-förmig und kleiner. Terminale Pinnularia laufen spitz zu und sind etwas gekrümmt. Verbindungsflächen relativ eben. Skulptur der Außenseite meist aus kleinen unregelmäßigen vertikalen Leisten wie bei kleinen Brachialia.

Querschnitt der Pinnularia von unten nach oben meist konstant; in der Mitte eingeschnürte Exemplare, wie Simms' Taf. 15/14, gehören m. E. zu Isocrinidae.

Vergleich

Praetetracrinus doreckae unterscheidet sich von *inornatus* bei generell sehr guter Übereinstimmung durch erheblich größeren Wuchs.

Zum englischen *inornatus*-Material (nicht zum deutschen) bestehen ferner folgende Unterschiede:

– Fünf- und sechsstrahlige Columnalia sind wesentlich seltener; sieben- und achtstrahlige fehlen ganz.

– Columnalia mit großem ø haben noch seltener einen zusätzlichen Culmina-Kranz an der Peripherie.

Praetetracrinus inornatus (SIMMS 1989)

Sicher bestimmte Exemplare: nicht abgebildet. Unsicher bestimmte, da nicht von *kutscheri* zu unterscheidende Exemplare: Taf. 6/8–12; Taf. 7/11–12.

? 1989 *Plicatocrinus.* – SIMMS, S. 66, Abb. 2 C (aufgrund der sehr geringen Größe nicht von der unbenannten Species zu unterscheiden). – [1989a]

pars 1989 *Plicatocrinus inornatus* sp. nov. – SIMMS, S. 86–88, Taf. 15/1–25 pars, s. Tab. 3. – [1989b]

Stratigraphie: Oberes Unter-Toarcium revisionsbedürftig; mittleres Ober-Toarcium, *thouarsense*-Zone, bis basales Unter-Aalenium.

Revidierte Diagnose. – Eine Species der Gattung *Praetetracrinus*. Abweichungen von der Vierstrahligkeit in manchen Populationen häufig, in anderen selten. Verbindung I Br_1 – IAx stets eine Synostose. Daß zwischen II Brr keine Synostosen vorkommen, kann nur vermutet werden. Sonst in den Armen nur Muskelverbindungen. Ist das ältere, mittelgroße Glied der phylogenetischen Reihe *inornatus* – *doreckae.*

Beschreibung

Vorbemerkungen. – In den Proben 1–6 kommen *inornatus* und *kutscheri* meist gemeinsam vor. Das Häufigkeitsverhältnis der Sklerite, die eindeutig einer dieser beiden Species zugeordnet werden können, wechselt von Probe zu Probe; das Vorherrschen einer der beiden Species ist nur schwach ausgeprägt, so daß der Fehler nicht vernachlässigt werden kann, der gemacht würde, wenn die bei beiden Species morphologisch gleich ausgebildeten, also unbestimmbaren Skleritsorten zur jeweils häufigeren Species zugeordnet würden (im Gegensatz zu Probe 7, wo *doreckae* gegenüber *kutscheri* derart vorherrscht, daß die unbestimmbaren Skleritsorten alle *doreckae* zugeordnet werden).

Die Beschreibung der bei beiden Species gleich gestalteten, unbestimmbaren Haftscheiben, Columnalia, Basalkränze, Radialia, distalen II Brr mit Muskelverbindung oben und unten sowie Pinnularia aus den Proben 1–6 erfolgt willkürlich bei *kutscheri* und nicht bei *inornatus*, wohingegen bei *inornatus* vom deutschen Material nur die sicher bestimmbaren Skleritsorten I Brr_1, I Axx und II Brr_1 beschrieben werden.

Dieses Problem tritt analog, jedoch mit zwei Unterschieden, auch am Watton Cliff auf. Dort kommt neben *inornatus* nicht *kutscheri*, sondern die unbenannte Species vor. Im Gegensatz zu Deutschland, wo *inornatus* und *kutscheri* etwa gleich groß sind, wird am Watton Cliff *inornatus* deutlich größer als die unbenannte Species, so daß dort die größten Exemplare jeder Skleritsorte mit hoher Wahrscheinlichkeit zu *inornatus* gestellt werden können.

Maximalgrößen s. Tab. 2. Der Größenunterschied des englischen zum deutschen *inornatus*, besonders zu den Kleinformen in den Proben 5 und 6, ist wohl ökologisch bedingt.

Da *inornatus* seinem größeren Nachkommen *doreckae* sehr ähnlich ist, werden hier die meisten Gemeinsamkeiten nicht noch einmal beschrieben, sondern die geringen Unterschiede betont.

Haftscheiben. – Vom Watton Cliff ist außer dem von SIMMS (Taf. 15/9) abgebildeten Exemplar kein weiteres bekannt; dies bestätigt die Allochthonie sowohl von *inornatus* als auch von der unbenannten Species.

Columnalia (Taf. 6/8–9). – Während die deutschen Columnalia (*inornatus* und *kutscheri*) überwiegend vierstrahlig sind und wie kleine *doreckae* aussehen, sind die Culmina (-Gruppen) am Watton Cliff bei fast der Hälfte der Exemplare unregelmäßig oder fünf-, sechs-, sieben- oder achtstrahlig angeordnet. Während ferner die deutschen Columnalia nur sehr selten einen zusätzlichen peripheren Culmina-Kranz haben, ist dieser am Watton Cliff nach SIMMS (Taf. 15/11) und bei 3 meiner großen Columnalia (ø der Verbindungsflächen 1,9, 2,3 und 3,0 mm) vorhanden und besteht beim größten Exemplar aus 40–50 Culmina.

Im gesamten deutschen und englischen *Praetetracrinus*-Material habe ich kein weiteres Columnale mit zwei Verbindungsflächen auf einer Seite wie bei SIMMS (Taf. 15/10) gefunden.

Basalkränze (Taf. 6/10–11). – Diagonal-ø der 12 neu gefundenen Basalkränze vom Watton Cliff 0,5–1,0 mm; der von SIMMS genannte Maximal-ø von 1,5 mm ist eine seltene Ausnahme.

Alle Neufunde vom Watton Cliff sind ebenso regelmäßig vierstrahlig wie die 3 von SIMMS abgebildeten Exemplare, trotz des hohen Anteils nicht-vierstrahliger Columnalia. (Dagegen aus Probe 5 mit in der Regel vierstrahligen Columnalia 2 fünfstrahlige Basalkränze, s. *kutscheri*.) Alle Basalkränze vom Watton Cliff sind komplett im Gegensatz zu einem zerfallenen Exemplar aus Probe 6, s. *kutscheri*.

Culmina-Muster auf der Unterseite mancher gut erhaltener Basalkränze so deutlich ausgeprägt wie bei *doreckae*-Basalkränzen oder vielen Columnalia, viel deutlicher als die „faint marginal crenulae“ in SIMMS’ Taf. 15/2.

Radialia (Taf. 6/12). – Maße von 14 vermeßbaren Exemplaren vom Watton Cliff: Breite und Höhe jeweils 0,9–2,0 mm (SIMMS: Maximalhöhe 2,15 mm). Verhältnis Höhe : Breite normalerweise 1,00–1,25, einmal 1,38. (SIMMS dagegen: „width varies from 93–150% of height“.) Deutsche Exemplare s. *kutscheri*. Im Gegensatz zu *doreckae* fehlen also ausgesprochen breite Exemplare.

I Brr_1 (ohne Abb.). – Watton Cliff: Breite bis 2,0 mm, Höhe bis 1,5 mm. Proben 1–6: Breite bis 1,6 mm (meist nur 0,5–1,1 mm), Höhe bis 1,1 mm.

Variabilität und Wachstumsallometrie beim Verhältnis Höhe : Breite ähnlich wie bei *doreckae*. Watton Cliff: bei 0,95 mm Breite (nur 1 Exemplar) beträgt das Verhältnis 1,16; bei 1,1–1,6 mm Breite 0,69–0,83; bei 1,7–2,0 mm Breite 0,50–0,75. Proben 1–6: bei 0,5–0,9 mm Breite 0,78–1,40; bei 1,0 mm Breite 0,80–1,00; bei 1,1–1,6 mm Breite 0,62–0,86 und damit geringfügig mehr als bei etwa gleichgroßen *doreckae*-Exemplaren.

Winzige, hohe Exemplare können verwechselt werden mit Hypozygalia der II Brr von *kutscheri*, jedoch ist bei den I Brr_1 die Muskelverbindung (unten) gerade, die Lateralkanten laufen spitzer zu, und der ganze Sklerit ist sehr dünn.

I Brr_2 = I Axx (ohne Abb.). – Watton Cliff (nur 2 Exemplare): Breite bis

2,4 mm, Höhe bis 1,6 mm. Proben 1–6: Breite bis 1,9 mm (meist nur 0,4–1,1 mm), Höhe bis 1,3 mm (meist nur 0,5–1,0 mm).

Verhältnis Höhe : Breite: Watton Cliff: bei 2 Exemplaren von 1,7 mm und 2,4 mm Breite 0,71 und 0,67. Proben 1–6: bei 0,4–0,6 mm Breite 1,17–1,25 (bei einem unsicheren, extremen Exemplar 1,67); bei 0,7 mm Breite 0,86–1,14; bei 0,8–1,0 mm Breite 0,75–0,9. Also sind Stücke über 0,7 mm breiter als hoch; Stücke unter 0,7 mm höher als breit. Gute Übereinstimmung mit I Axx von *doreckae*.

II Brr$_1$ (ohne Abb.). – Meist sehr schlank und klein. Größtes deutsches Exemplar 1,0 mm breit und 1,1 mm hoch (Probe 2). Verhältnis Höhe : Breite fast stets > 1. Oft nicht sicher von proximalen Pinnularia unterscheidbar.

II Brr$_{2\ldots n}$ mit Muskelverbindung oben und unten (Taf. 7/11–12). – Im Prinzip wie *doreckae*, doch bei kleinen Exemplaren Merkmale schwächer ausgeprägt, so daß mit abnehmender Größe die Verwechslungsgefahr mit anderen Species incl. Isocrinidae steigt.

Pinnularia (ohne Abb.). – Wie bei *doreckae*.

Vergleich: Mit *doreckae* und mit *kutscheri* s. dort.

Praetetracrinus kutscheri n. sp.

Sicher bestimmte Exemplare: Taf. 6/13–14; Taf. 7/1–10. Unsicher bestimmte, da nicht von *inornatus* zu unterscheidende Exemplare: Taf. 6/8–12; Taf. 7/11–12.

Holotypus: Original zu Taf. 6/13a–c; SMNS Nr. 62569/1. Ein Primaxillare (I Ax) von knapp 0,7 mm Breite und knapp 0,6 mm Höhe.

Stratum typicum: Wahrscheinlich oberes Ober-Toarcium, vielleicht basales Unter-Aalenium (Probe 5).

Locus typicus: Sewecken-Berge bei Quedlinburg.

Stratigraphie: Mittleres Ober-Toarcium, *thouarsense*-Zone, bis basales Unter-Aalenium häufig; höheres Unter-Aalenium selten.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn MANFRED KUTSCHER, in dessen reichhaltigem Sammlungsmaterial aus Quedlinburg und Mistelgau diese Species erstmals als von *doreckae* verschieden erkannt wurde.

Diagnose. – Eine Species der Gattung *Praetetracrinus*. Nur selten Abweichungen von der Vierstrahligkeit. Verbindung I Br$_1$ – I Ax stets eine gerade Muskelverbindung. Verbindung II Br$_1$ – II Br$_2$ eine Synostose, zwischen einigen distalen II Brr weitere Synostosen. Sonst in den Armen nur Muskelverbindungen.

Beschreibung

Vorbemerkungen. – S. Abschnitt „Vorbemerkungen" bei *inornatus*. Nur I Brr$_1$, I Axx und II Brr$_1$ sowie II Brr mit Synostosen (Epizygalia und Hypozygalia) sind von *inornatus* bzw. *doreckae* zu unterscheiden; die übrigen Skleritsorten, bei denen eine Unterscheidung zwischen der *inornatus/doreckae*-Reihe und *kutscheri* nicht möglich ist, werden hier jedoch ebenfalls beschrieben. Fast alles Material stammt aus den Proben 1–6, in Probe 7 ist *kutscheri* sehr selten, in Probe 8 und am Watton Cliff fehlt *kutscheri*.

Gemeinsamkeiten mit *doreckae* und *inornatus* werden meist nicht noch einmal beschrieben, sondern die Unterschiede betont und Meßdaten aufgeführt.

Haftscheiben (ohne Abb.). – 2 Exemplare aus Probe 2, je eines auf einem *Lytoceras jurense* bzw. auf einem daraufsitzenden Serpuliden-Rest sowie auf einem Belemniten-Rostrum; 1 Exemplar aus der Kalkknollenlage über Probe 3 auf einem großen *Lytoceras* sp. Erstgenanntes Exemplar kegelstumpfförmig, ø basal ca. 4 mm, ø am Stielansatz 1,7 mm, Höhe ca. 2 mm, der ebene Stielansatz zeigt ganz schwach das Culmina-Muster der Columnalia. Die beiden letztgenannten Exemplare niedrig kegelstumpfförmig, ø basal 6,5 und 4,7 mm, ø am Stielansatz 2,0 und 1,0 mm, Höhe ca. 1,8 und ca. 1,3 mm, bei beiden Exemplaren liegt der Stielansatz konkav vertieft und läßt aufgrund schlechter Erhaltung keine Einzelheiten erkennen.

Columnalia (Taf. 6/8–9). – ø adulter Columnalia mit reduzierten Culmina bis 3,0 mm (s. Tab. 2). Durchschnittliche Größe wesentlich geringer als bei *doreckae.*

Verhältnis Höhe : ø sehr variabel: bei 31,3% der Columnalia $\leqq$ 1, bei sehr kleinen Exemplaren im (seltenen) Extremfall bis 5.

Culmina-Gruppen meist aus 2, seltener aus 3 Culmina. Culmina nicht vermiculierend. Bei 1 Exemplar aus Probe 5 ist der (bei großen Exemplaren häufig vorhandene) Ringwall zu einem peripheren Culmina-Kranz aufgelöst wie bei einigen *inornatus* vom Watton Cliff.

Symmetrie des Culmina-Musters bei 180 der insgesamt 233 Columnalia erkennbar; davon nur 2 = 1,1% fünfstrahlig (je 1 aus Probe 2 und 5).

Querschnitt meist kreisrund, mitunter stark gerundet subquadratisch.

Wölbung der Seiten sehr variabel; konkave Seiten etwas häufiger als bei *doreckae.* Ringwulstartige Verdickungen an den Seiten bei 13,6% der 140 kleinen und mittelgroßen Columnalia mit deutlichem Culmina-Muster.

Columnalia mit ungleich großen und nicht parallel zueinander liegenden Verbindungsflächen seltener als bei *doreckae.*

Granulation der Seiten oft viel deutlicher als bei *doreckae*; z. T. fast schon Dornen, vor allem in Probe 6. Granulation häufig bei Exemplaren mit ganz verschiedenem Verhältnis Höhe : ø. Columnalia $\leqq$ 0,5 mm ø fast alle glatt, > 0,8 mm ø fast alle mehr oder weniger deutlich granuliert. Anteil granulierter Columnalia wesentlich höher als bei *doreckae*: 44,3% in den Proben 1–6; 52,1% in Probe 6 allein.

Rillen gelegentlich in Probe 2 und 6, besonders ausgeprägt bei 1 Exemplar aus Probe 2 (Taf. 6/8). Fischzähne als potentielle Verursacher der Rillen häufig in den Proben 1–2 (im Gegensatz zu den Proben 7–8).

Keine Columnalia mit Myzostomidencysten.

In den Proben 1–6 kommen auf 233 Columnalia 37 Basalkränze; das entspricht 6–7 Columnalia pro Stiel. Auch wenn diese Zahl möglicherweise zu niedrig ist: der Stiel war deutlich kürzer als bei *doreckae* in den Proben 7–8, bestand aber aus mehr Columnalia als z. B. bei *Tetracrinus moniliformis* (Münster in Goldfuss 1829) aus dem Ober-Jura.

Basalkränze (Taf. 6/10–11). – ø maximal 1,2 mm, also wesentlich kleiner als bei *doreckae*. Verhältnis Höhe : ø deutlich größer als bei etwa gleich großen Exemplaren aus Probe 7: bei < 0,4–0,5 mm ø beträgt es 0,5–0,8, bei 0,6–0,8 mm ø 0,48–0,84, bei dem einzigen Exemplar von 1,2 mm ø aus Probe 2 0,67. Eine phylogenetische Abnahme der relativen Höhe ist also zumindest bei den deutschen Funden sehr deutlich.

Vierstrahlig mit Ausnahme zweier kleiner, ziemlich radiärsymmetrischer Fünfstrahler von < 0,4 und < 0,6 mm ø aus Probe 5 (= 14,3% der Basalkränze aus Probe 5 oder 5,4% aller Basalkränze aus den Proben 1–6). 1 Exemplar von 0,5 mm ø aus Probe 1 ist deutlich schief, alle anderen nicht oder nur geringfügig.

1 Exemplar aus Probe 6 ist als einziger *Praetetracrinus*-Basalkranz nicht komplett, sondern ein Viertel-Segment ist herausgebrochen und fehlt. Zumindest im basalen Unter-Aalenium waren also die Basalia noch nicht so vollständig miteinander ver-

schmolzen, daß sie im Ausnahmefall nicht doch noch voneinander gelöst werden konnten.

Außenansicht gerade, konvex oder im Gegensatz zu *doreckae* häufig auch konkav gewölbt. Analog zu *doreckae* in den Proben 7–8 sind in den Proben 1–6 alle kleinen Basalkränze deutlich granuliert mit Ausnahme des glatten Exemplars von 1,2 mm ø aus Probe 2.

Relativer ø der rundlichen Kelchhöhle: Bei Basalkränzen von < 0,4–0,5 mm ø beträgt er 55–80%, bei 0,6–0,8 mm 50– 70%, bei dem einen Stück von 1,2 mm 45%. Gute Übereinstimmung mit Werten von *doreckae*. (Relativer ø der Kelchhöhle in Probe 6 etwas kleiner als in Probe 5; Ursache evtl. diagenetische Verengung der Kelchhöhle durch Sammelkristallisation.)

Kronensklerite allgemein. – Gerade Muskelverbindungen zwischen Radialia und I Brr_1 sowie zwischen I Brr_1 und I Axx. Synostosen zwischen II Brr_1 und II Brr_2 und zwischen einigen distalen II Brr. Sonst in den Armen nur schiefe Muskelverbindungen.

Nichtkorrodierte Radialia und I Brr stets granuliert. II Brr unterschiedlich stark granuliert oder glatt; Zuordnung der II Brr zu *Praetetracrinus* ist oft unsicher.

Radialia (Taf. 6/12). – Breite bis 1,3 mm; Höhe bis 1,5 mm; Durchschnittsmaße < 1,0 mm. Verhältnis Höhe : Breite weniger variabel als bei *doreckae*. Keine extrem breiten Stücke; nur vereinzelt Breite etwas größer als Höhe.

Radialia meist bilateralsymmetrisch, einige schwach unsymmetrisch, keines stark. An Radialia aus Probe 5 und 6 untere Verbindungsfläche oft sehr gut erhalten: viertelkreisförmig wie bei *doreckae* und stets ohne Knick.

Relative Länge der Transversalleiste auf der oberen Verbindungsfläche durchschnittlich eher 50 als 60%, also etwas kürzer als bei *doreckae*.

I Brr_1 (Taf. 7/1–2). – Breite bis 1,5 mm; Höhe bis 1,0 mm. I Brr_1 von *kutscheri* in den Proben 1–6 etwa gleich groß wie die von *inornatus*; bei beiden Species I Brr_1 in Probe 6 etwas größer als in Probe 5.

Variabilität und Wachstumsallometrie ähnlich *inornatus*: Verhältnis Höhe : Breite bei 0,5–0,9 mm Breite ebenfalls 0,78 – 1,40; bei (knapp) 1,0 mm Breite (nur 1 Exemplar) > 0,70 (etwas kleiner als bei *inornatus*); bei 1,1–1,5 mm Breite 0,66–0,91 (etwas größer als bei *inornatus*).

Fast völlige morphologische Übereinstimmung mit *inornatus*, jedoch auf der oberen Verbindungsfläche eine gerade Muskelverbindung, die der der Radialia entspricht, statt einer Synostose.

I Brr_2 = I Axx (Taf. 6/13; Taf. 7/3–4). – Breite bis 1,1 mm; Höhe bis 1,0 mm.

Verhältnis Höhe : Breite: bei 0,5–0,6 mm Breite 1,20–1,60 (größer als bei *inornatus*); bei 0,7 mm Breite 0,86–1,14 (wie bei *inornatus*); bei 0,8–1,1 mm Breite 0,73–1,00. Also wie bei *inornatus*: Exemplare > 0,7 mm Breite breiter als hoch; Exemplare < 0,7 mm höher als breit.

Fast völlige morphologische Übereinstimmung mit *inornatus* und *doreckae*, jedoch auf der unteren Verbindungsfläche eine gerade Muskelverbindung statt einer Synostose. Manchmal Ecken unten links und rechts abgestutzt.

Neben 22 Exemplaren aus den Proben 1–6 auch ein kleines aus Probe 7.

II Brr_1 (Taf. 7/5–7). – Breite und Höhe jeweils bis 1,2 mm.

Verhältnis Höhe : Breite bei einigen mittelgroßen Exemplaren etwa 1, bei den überwiegenden kleinen Exemplaren deutlich < 1.

Habitus wie mittelgroße bis kleine II Brr_1 von *doreckae* (s. dort); jedoch obere Verbindungsfläche eine völlig ebene Synostose. Außenansicht stark bis schwach granuliert bis glatt. Von distalen Hypozygalia durch besonders schief ansetzende untere Verbindungsfläche unterschieden, die jedoch auch bei distalen Hypozygalia oft nicht ganz gerade ist; häufig Verwechslungsgefahr.

II $Brr_{2 \ldots n}$ mit Muskelverbindung oben und unten (Taf. 7/11–12). – Breite bis 1,4 mm; Höhe bis 1,3 mm.

Habitus wie mittelgroße bis kleine Exemplare von *doreckae*. Je kleiner die Sklerite, um so weniger deutlich die für *Praetetracrinus* charakteristischen Merkmale und um so größer die Verwechslungsgefahr.

II $Brr_{2 \ldots n}$ mit Synostose unten oder oben (Epizygalia: Taf. 6/14, Taf. 7/10; Hypozygalia: Taf. 7/8–9). – Habitus wie die übrigen II Brr; jedoch Epizygalia unten und Hypozygalia oben mit einer ebenen, unskulptierten Synostose statt einer Muskelverbindung. Synostose oft etwas schräg; dann dorsal etwas höher gelegen als ventral. Hypozygalia stets ohne Pinnularsockel. Bei Hypozygalia Verwechslungsgefahr mit II Brr_1, deren untere Verbindungsfläche jedoch schiefer ansetzt.

Manche Hypozygalia im Habitus wie kleine, hohe I Brr_1 von *doreckae*; jedoch Unter- und Oberkante nicht streng parallel zueinander; Lateralkanten laufen weniger spitz zu; größerer Dorsoventral-ø.

Außer 1 I Ax sind 3 Epizygalia und 1 Hypozygale die einzigen Hinweise auf das Vorkommen von *kutscheri* in Probe 7; davon ist das Hypozygale pathologisch: in Außenansicht drei vorstehende „Hörnchen“, davon zwei an der Oberkante und eines darunter.

Abschätzung der Häufigkeit von Synostosen in den Sekundibrachia: aus den Proben 1–6 liegen vor: 55 II Brr_1 (mit Synostose oben), 32 Hypozygalia, 49 Epizygalia und 34 „normale“ II Brr ohne Synostosen; von letzteren gehören schätzungsweise (gemäß dem an den I Brr ermittelten Häufigkeitsverhältnis *inornatus*:*kutscheri* = 33:46; s. Tab. 1) etwa 20 zu *kutscheri*. Demnach kommt auf 1 bis 2 Muskelverbindungen 1 Synostose.

II $Brr_{2 \ldots n}$ mit Muskelverbindung oben und unten, ohne Pinnularsockel (ohne Abb.). – Breite bis 0,9 mm; Höhe bis 1,2 mm.

Gemeinsamkeiten dieser Sklerite mit I Brr_1: Muskelverbindungen oben und unten, obere und untere Verbindungsfläche nahezu parallel zueinander, Pinnularsockel fehlt. Jedoch größerer Dorsoventral-ø, keine laterale Zuspitzung; daher Habitus eher wie II $Brr_{2 \ldots n}$ (deren obere Muskelverbindung aber im Normalfall zusammen mit einem Pinnularsockel vorkommt) oder gar wie außergewöhnlich große Pinnularia. Von II Brr_1 von *inornatus* und *doreckae* durch die gerade ansetzende untere Verbindungsfläche unterschieden.

Pinnularia (ohne Abb.). – Habitus wie *doreckae*.

Vergleich

Praetetracrinus kutscheri unterscheidet sich von *doreckae* und *inornatus* durch die Muskelverbindung bei I Br_{1-2} und durch die Synostose bei II Br_{1-2} und zwischen einigen distalen II Brr, von *doreckae* ferner durch die geringer bleibende Größe.

Die unbenannte *Praetetracrinus*-Species vom Watton Cliff hat offenbar die gleichen Verbindungstypen wie *kutscheri*, jedoch haben die I Brr_1 und I Axx von *kutscheri, inornatus* und *doreckae* einen geringeren Dorsoventral-ø.

Gattung *Tetracrinus* MÜNSTER 1839

Typus-Species: „*Eugeniacrinites*“ *moniliformis* MÜNSTER in GOLDFUSS 1829.
Stratigraphie: Höheres Unter-Aalenium unsicher; Ober-Jura.

Diagnose. – Stiel aus wenigen Columnalia.

– Columnalia rund; Verhältnis Höhe:ø sehr variabel.

– Culmina auf den Verbindungsflächen der Columnalia nicht oder nur undeutlich in vier Gruppen aufgeteilt.

– Kelch meist vierstrahlig, jedoch drei- bis siebenstrahlige Exemplare nicht selten.

– Basalia zu einem niedrigen Basalkranz verwachsen, der im ø etwa den Columnalia entspricht.

– Kelchhöhle im Basalkranz relativ klein, kleiner als bei *Praetetracrinus* (Unterschied besonders deutlich bei kleinen Exemplaren) und viel kleiner als bei *Plicatocrinus*.

– 4 kompakte Radialia.

– I Br_1 und I Br_2 = I Ax zu einem Sklerit verschmolzen.

– 8 Sekundibrachia; distal keine weitere Armgabelung.

– Verbindung II Br_1–II Br_2 ist eine Muskelverbindung.

– Erste Pinnule am II Br_2.

– Pinnularia je einer Pinnule miteinander zu einem länglichen Sklerit verschmolzen (nur im untersten Armabschnitt Pinnularia nicht verschmolzen).

Praetetracrinus? oder *Tetracrinus*? n. sp.

Taf. 2/1

Beschreibung und Diskussion

I Axx: 4 Exemplare aus Probe 7; Maße:

Breite	Höhe
1,6 mm	1,1 mm (Skulptur aus kleinen vertikalen Leisten)
2,2 mm	1,3 mm (sehr schwach granuliert)
2,5 mm	1,7 mm (sehr schwach granuliert)
3,1 mm	1,9 mm (schief, unskulptiert; abgebildet)

Unten eine gerade Muskelverbindung wie bei *Praetetracrinus kutscheri*; jedoch in Größe und Habitus deutliche Unterschiede zu *kutscheri*.

Im Gegensatz zu den I Axx aller bisher bekannten *Praetetracrinus*-Species Wölbungen (abgesehen von der konvexen Wölbung in Horizontalrichtung), „Grübchen“ und „Flügel“ viel schwächer ausgeprägt oder fehlend.

Lateralkanten nicht spitz zulaufend wie bei *doreckae*, sondern Berührungsflächen benachbarter I Axx etwa so breit wie bei *doreckae*-Radialia; Winkel zwischen den beiden Lateralseiten etwa 90° (zumindest bei den 3 größeren Exemplaren; das kleinste ist am Rand schlecht erhalten), ein deutlicher Hinweis auf vierstrahligen Grundbau und damit auf *Praetetracrinus* oder *Tetracrinus*. Gegen eine Zugehörigkeit der I Axx zur Familie Isocrinidae spricht außerdem, daß die I Axx der beiden stratigraphisch in Frage kommenden Species – *Chariocrinus wuerttembergicus* (OPPEL 1856) und „*Isocrinus*“ *rollieri* (LORIOL 1886) – anders geformt sind und unten eine Synarthrie-Verbindung haben.

Die mit *kutscheri* übereinstimmenden Verbindungstypen sind möglicherweise anders zu erklären als bei *kutscheri*, nämlich durch Verwachsung von I Br_1 und I Br_2 zu einem gemeinsamen Sklerit (wie bei den oberjurassischen Species von *Tetracrinus* und *Plicatocrinus*), ohne daß von der einst trennenden Synostose noch eine Spur zu erkennen wäre. Im Falle einer solchen Verwachsung wäre auch die Höhe reduziert, denn das I Ax (= I Br_1 + I Br_2) ist etwa gleich hoch wie das I Ax (= I Br_2) von *doreckae*. Ferner erinnert auch die breitere laterale Berührungsfläche der I Axx an oberjurassische *Tetracrinus* mit ihrem kompakteren Bau; vielleicht kamen also bereits im Aalenium zusammen mit *Praetetracrinus* fortschrittlichere *Tetracrinus* vor.

Unterordnung Millericrinina Sieverts-Doreck 1952
Infraordnung Millericrinidia Sieverts-Doreck 1952
Familie Millericrinidae Jaekel 1918

Gattung *Shroshaecrinus* Klikushin 1987

Typus-Species: *Shroshaecrinus shroshaensis* Klikushin 1987

Stratigraphie: Ober-Sinemurium bis Unter-Toarcium; mittleres Ober-Toarcium, *thouarsense*-Zone, bis Ober-Aalenium, *murchisonae*-Zone, unsicher.

Diagnose. – Columnalia zylindrisch, mit radialstrahligem Culmina-Muster ohne Vier- oder Fünfstrahlsymmetrie. Kelch morphologisch deutlich vom Stiel abgesetzt, bestehend aus 5 kleinen, nicht zu einem Basalkranz verwachsenen Basalia und 5 hohen, mäßig dünnen Radialia. Nichtmuskuläre Verbindungen (Synostosen, nach Simms 1989b: 85 auch Synarthrien) bei I Br_1 – I Ax und bei II Br_{1-2} sowie zwischen einigen distalen Brachialia.

Vergleich. – Bei insgesamt Cyrtocrinina-ähnlichem Habitus unterscheidet sich *Shroshaecrinus* von echten Cyrtocrinina durch das Vorhandensein von nicht miteinander verwachsenen Basalia.

Shroshaecrinus? *quedlinburgensis* n. sp.
Taf. 6/1–7

Holotypus: Original zu Taf. 6/3 a-b; SMNS Nr. 62570/1. Ein schwach konkaves Columnale von 0,5 mm ø und knapp 0,5 mm Höhe mit 16 Culmina auf jeder Verbindungsfläche.

Stratum typicum: wahrscheinlich oberes Ober-Toarcium, vielleicht basales Unter-Aalenium (Probe 5).

Locus typicus: Sewecken-Berge bei Quedlinburg.

Stratigraphie: Mittleres Ober-Toarcium, *thouarsense*-Zone, bis Ober-Aalenium, *murchisonae*-Zone.

Derivatio nominis: Nach dem Fundort Quedlinburg, von dem mehr als die Hälfte der bisher vorliegenden Sklerite stammt.

Anmerkung. – Da die Zugehörigkeit der Kronensklerite sehr fraglich ist, erfolgt die Zuordnung zur Gattung *Shroshaecrinus* allein aufgrund des radialstrahligen Culmina-Musters auf den Columnalia und ist daher unsicher.

Diagnose. – Sehr kleinwüchsig: Columnalia-ø maximal 1,1 mm. Columnalia mit einem einfachen Kranz aus streng radial ausgerichteten keilförmigen Culmina; keine Vermiculierung, keine Granula. Pro Verbindungsfläche 5–27 Culmina.

Beschreibung

Haftscheiben (Taf. 6/1). – Substrat (i. a. nur im Abdruck erkennbar) meist eben (Muschelschalen), manchmal zylindrisch (Haftscheibe dann gebogen), manchmal unregelmäßig, ein- oder zweimal Serpulidenröhren.

Umriß rundlich bis oval, meist baumwurzelförmig mit 5–14 ungleich großen und unregelmäßig angeordneten schmalen, etwa radial orientierten Fortsätzen am Rand, die auch ganz fehlen können.

ø in Probe 1 und 5 0,7–1,2 mm, in Probe 4 1,5–2,0 mm. Höhe in Probe 1 und 5 0,3–0,7 mm, in Probe 4 0,5–0,9 mm. Höhe fast stets geringer als die Hälfte vom ø, oft nur ein Drittel bis ein Viertel.

Pro Haftscheibe stets nur 1 Stielansatz, der meist etwas schief zur Basisfläche liegt und – mit Ausnahme eines relativ kleinen Exemplars – fast immer in die Oberfläche der Haftscheibe eingesenkt ist.

Anzahl der Culmina am Stielansatz deutlich geringer als bei Columnalia: 5– ca. 12, jedoch bei vielen Exemplaren mit Sediment verkrustet und nicht zählbar.

ø des Stielansatzes in Probe 1 und 5 0,3–0,5 mm, in Probe 4 auffallend groß: 1,1–1,2 mm.

Von den 3 Exemplaren aus Probe 4 hat nur eines baumwurzelförmige Fortsätze, und bei 2 Exemplaren ist das Culmina-Muster schlecht erhalten.

Columnalia (Taf. 6/2–7). – Maximal-ø 0,7 mm in Probe 1, 0,8 mm in den Proben 4 und 7, 1,1 mm in den Proben 5 und 6, maximale Höhe 1,4 mm in Probe 4, 1,3 mm in Probe 5, 1,2 mm in Probe 6, 1,1 mm in Probe 7. Im Gegensatz zu *Praetetracrinus* keine Größenzunahme vom Ober-Toarcium bis zum Ober-Aalenium; allerdings liegt nur aus den Proben 5 und 6 genügend Material vor.

Verhältnis Höhe:ø sehr unterschiedlich; Extremwerte 0,28 und 2,33. Meist überwiegt entweder der ø oder die Höhe deutlich. In Probe 5 24 Hochformen (Verhältnis >1) und 14 Breitformen (Verhältnis <1); in Probe 6 nur 9 Hochformen und 15 Breitformen.

Ausschließlich disartikulierte Columnalia liegen vor.

Verbindungsflächen: Keilförmige, erhabene Culmina und dazwischen keilförmige, vertiefte Crenellae bilden zusammen ein einfaches radialstrahliges Muster. Culmina und Crenellae gerade; keine Vermiculierung, keine Granula.

Bei den meisten Columnalia reichen die Culmina, wenn auch manchmal unter Abschwächung, bis zum Zentralkanal oder bis in dessen Nähe; sie können aber – besonders bei manchen Exemplaren mit vielen kleinen Culmina – auch mehr oder weniger auf die Peripherie beschränkt sein. Außen reichen sie wohl immer bis direkt an den Rand. Culmina in Seitenansicht rechteckig wie Burgzinnen.

Pro Verbindungsfläche 5–23, ausnahmsweise ca. 27 Culmina, meist 7–16 (gezählt am Rand). An je einem Columnale kann die Anzahl der Culmina auf den beiden Verbindungsflächen um bis zu 3 differieren. Je mehr Culmina, umso schmaler und niedriger sind sie in der Regel. Zwar sind die geringsten Culmina-Zahlen von $\leqq$ 8 fast ausschließlich auf Columnalia von $\leqq$ 0,6 mm ø (nur einmal 0,9 mm) beschränkt, doch sonst besteht keine deutliche Relation zwischen ø und Culmina-Anzahl.

Culmina und Crenellae einer Verbindungsfläche meist etwas ungleich breit, lang und hoch. Breite Culmina können sich zur Peripherie hin V-förmig in zwei schmale aufspalten; jedoch keine weitergehende dichotome Aufgabelung. Unterschiedlich große Culmina so unregelmäßig angeordnet, daß in der Regel keine Vierstrahl-, Fünfstrahl- oder Bilateral-Symmetrie erkennbar ist. (In Habitus und Größe sehr ähnliche Exemplare mit wenigen, bilateralsymmetrisch angeordneten Culmina sind besonders dann, wenn die Symmetrieebenen beider Verbindungsflächen senkrecht aufeinander stehen, juvenile Isocrinidae-Columnalia mit Synarthrie-Verbindung.)

Keine Übergänge zum kreuzförmigen Culmina-Muster von *Praetetracrinus*; bei hinreichender Erhaltung sind die Columnalia beider Gattungen immer eindeutig zu unterscheiden.

Verbindungsfläche nur selten zum Zentralkanal hin deutlich vertieft.

Seiten bei Breitformen meist gerade, seltener schwach konkav oder schwach konvex; bei Hochformen in der Regel schwach bis deutlich konkav, selten gerade. Die konkave Wölbung geht in der Nähe der Ober- und Unterkante oft in eine schwach konvexe Wölbung über; Seiten dann sanduhrförmig. Verbindungsflächen nur selten nicht ganz parallel zueinander. Seiten nicht granuliert.

Stückzahl-Verhältnis Columnalia:Haftscheiben von Probe zu Probe sehr unterschiedlich (je größer, desto wahrscheinlicher Allochthonie). Aus allen Proben zusammen 78 Columnalia und 12 Haftscheiben, was rein rechnerisch 7 Columnalia pro Stiel bzw. einer Stiellänge von nur ca. 5 mm entspricht.

Kronensklerite. – Die mit den *Shroshaecrinus*?-Haftscheiben und Columnalia vergesellschafteten Basalkränze haben auf ihrer Unterseite dasselbe kreuzförmige Culmina-Muster wie *Praetetracrinus*-Columnalia und gehören daher zu *Praetetracrinus* und nicht zu *Shroshaecrinus*.

Nur äußerst vage können kleinwüchsige und seltene Radialia mit schrägen unteren Verbindungsflächen zu (nicht gefundenen) Basalia sowie durch Synarthrie verbundene I Brr_1 und I Axx mit den Columnalia vereinigt werden.

Alle 5 Exemplare ziemlich dünn, in Vertikalrichtung etwas konkav; Außenansicht mit kleinen vertikalen Leisten skulptiert.

Radialia (Taf. 7/13). – 2 Exemplare. Breite und Höhe je 0,6 mm. Außenansicht etwa umgekehrt trapezförmig; Unterkante aufgrund der beiden Verbindungsflächen zu den Basalia breit V-förmig. Bei 1 Exemplar Lateralkanten nicht ganz gerade, sondern im oberen Drittel zu jeweils einer kleinen seitlichen Spitze ausgezogen und außerdem obere Ecken zu je einer Spitze nach oben ausgezogen. Oben eine gerade Muskelverbindung.

I Brr_1 (Taf. 7/14). – 1 Exemplar. Breite 0,6 mm; Höhe 0,7 mm. Außenansicht unregelmäßig sechseckig, denn Lateralkanten bilden im unteren Drittel je eine kleine seitliche Spitze; bis zu dieser Höhe erstreckt sich ventral die untere Verbindungsfläche. Obere Verbindungsfläche, eine Synarthrie, etwa elliptisch, lateral spitz zulaufend.

I Axx (Taf. 7/15). – 2 Exemplare. Breite 0,6 und 0,8 mm; Höhe 0,7 und 1,0 mm. Außenansicht fast regelmäßig fünfeckig (etwas in die Höhe gezogen). Muskelverbindungen oben deutlich ausgeprägt.

Vergleich

Die Columnalia erinnern an triassische *Encrinus*- und an liassische *Shroshaecrinus*-Arten, jedoch sind die *Shroshaecrinus*-Arten deutlich größer und haben oft ein etwas komplizierteres Muster auf den Verbindungsflächen.

Synarthrie-Verbindungen in der Krone sind für *Shroshaecrinus* ungewöhnlich, aber auch *S. obliquistriatus* SIMMS 1989 soll Synarthrien haben.

Tab. 5. Anzahl der untersuchten Sklerite.

Probe	W	1	2	3	4	5	6	7	8

Praetetracrinus-Skleritsorten ohne prinzipielle morphologische Unterschiede zwischen den 4 Species.

Exemplare vom Watton Cliff (W) gehören zu *inornatus* und zur unbenannten Species, Kurzbeschreibung s. *inornatus.*

Exemplare aus den Proben 1–6 gehören zu *inornatus* und zu *kutscheri,* Beschreibung s. *kutscheri.*

Exemplare aus den Proben 7–8 gehören fast alle zu *doreckae.*

Haftscheiben	–	–	2	1*)	–	–	–	2	–
Columnalia	ca. 400	10	41	–	7	30	145	873	37
Basalkränze	12	3	1	–	–	14	19	35	1
Radialia	18	–	–	–	–	14	15	86	–
II Brr$_{2...n}$, musk. ob.+unt.	110	7+2?	3	–	–	3	19	272	50+5?
Pinnularia	93	250	10	–	1	–	48+1?	38	120

Praetetracrinus der *inornatus/doreckae*-Reihe: Verbindung I Brr$_1$–I Axx Synostose, Verbindung II Brr$_{1-2}$ und vermutlich alle weiteren Verbindungen zwischen II Brr muskulär.

Exemplare aus den Proben W und 1–6 werden *inornatus* zugeordnet, Exemplare aus den Proben 7–8 *doreckae.*

I Brr$_1$	9	1	1	–	–	3+1?	7	38	–
I Axx	2	–	1	–	–	–	18+1?	39+1?	2+2?
II Brr$_1$	22	13	2	–	–	–	4	47	7+3?

Praetetracrinus der *kutscheri*-Gruppe: Verbindung I Brr$_1$ – I Axx muskulär, Verbindung II Brr$_{1-2}$ und einige weitere Verbindungen zwischen II Brr Synostosen.

Exemplare aus Probe W werden der unbenannten Species zugeordnet, Exemplare aus den Proben 1–7 *kutscheri.*

I Brr$_1$	15	2+1?	–	–	–	11	10	–	–
I Axx	7	2+1?	–	–	–	11+1?	7	1	–
II Brr$_1$	28	30+1?	2	–	–	2	19+1?	–	–
II Brr$_{3...n}$, Epizygalia	25	8+1?	–	–	–	1	39	2**)+1?	–
II Brr$_{2...n}$, Hypozygalia	30	7+2?	1	–	–	1	17+4?	1	–
II Brr o. Pinn. musk. ob.+unt.	18	–	1	–	–	1	4	–	–

Praetetracrinus? oder *Tetracrinus*? n. sp.

I Axx	–	–	–	–	–	–	–	4	–

Shroshaecrinus? *quedlinburgensis.* Zuordnung der Radialia (mit Verbindungsflächen zu Basalia), I Brr$_1$ und I Axx (durch Synarthrie verbunden) sehr unsicher.

Haftscheiben	–	1	–	–	3	8	–	–	–
Columnalia	–	3	–	2	1	42	26	2	2
Radialia	–	–	–	–	–	–	2	–	–
I Brr$_1$	–	–	–	–	–	1	–	–	–
I Axx	–	–	–	–	–	2	–	–	–

Anmerkungen:

*) aus der Kalkknollenlage über Probe 3

**) davon 1 verlorengegangen

5. Diskussion

5.1. Bisherige Kenntnis von Plicatocrinidae (*Plicatocrinus, Tetracrinus* und *Praetetracrinus*)

5.1.1. Ober-Jura

Bisher waren Plicatocrinidae nur aus dem Ober-Jura gut dokumentiert, wo sie häufig und weit verbreitet sind und wo gelegentlich noch mehrere Sklerite, bei *Plicatocrinus fraasi* Zittel 1882 sogar eine fast vollständige Krone, im natürlichen Zusammenhang überliefert sind. Reich illustrierte Arbeiten sind z. B. Quenstedt 1874–76, Loriol 1877–79, Zittel 1882, Loriol 1882–89, Jaekel 1892, Sieverts-Doreck 1964, Arendt 1974, Hess 1975. Den bei Sieverts-Doreck 1964 aufgeführten Species hinzuzufügen ist *Pl. subtetragonus* Gerasimov 1955, der allerdings noch näher untersucht werden müßte.

Praetetracrinus-Sklerite aus dem Ober-Jura wurden – unter den Gattungsnamen *Plicatocrinus* und *Tetracrinus* – bereits von Jaekel (1892) und Sieverts-Doreck (1964) beschrieben und auch abgebildet.

5.1.2. Unter- und Mittel-Jura

Der älteste *Plicatocrinus* ist *Pl. sulzkirchenensis* Jäger 1993 aus dem Pliensbachium. Andere, in der Literatur immer wieder fälschlich zu *Plicatocrinus* gestellte Lias-Cyrtocriniden gehören anderen Gattungen an, z. B. *Eudesicrinus mayalis* (Deslongchamps & Deslongchamps 1858); s. Biese (1935: 94–95). Auch Simms (1989b) faßte *Plicatocrinus* zu weit.

Tetracrinus- und *Praetetracrinus*-Species wurden bisher meist nur kurz erwähnt und nicht abgebildet. Die einzige ausführliche Beschreibung mit Abbildungen lieferte Simms (1989a+b) von *inornatus*.

Die ersten Hinweise auf *Praetetracrinus* aus Unter- und Mittel-Jura (unter dem Namen *Tetracrinus*) gab Sieverts-Doreck (1958 und 1964).

Sieverts-Doreck (1958) führte einige Reste aus Lias delta und zeta sowie Dogger delta und epsilon aus Süddeutschland, hauptsächlich aus Franken, auf. Bei folgenden Originalen aus der Sammlung Schattenberg konnte ich keinen Unterschied zur *Praetetracrinus inornatus/doreckae*-Reihe feststellen: 2 Radialia und 1 I Br_1 aus der *aalensis*-Schicht des Lias zeta von Freiahorn, 3 II Brr aus dem Dogger delta von Pünzendorf und 1 Basalkranz aus dem Dogger epsilon 3 (Unter-Callovium) von Pünzendorf.

Sieverts-Doreck (1964) zählte verschiedene *Tetracrinus*-Sklerite aus Schwaben auf; sie stammen aus Lias delta und zeta und Dogger delta und zeta. Einige Formen aus Unter-, Mittel- und Ober-Jura wurden kurz unter offener Namensgebung beschrieben; einige davon gehören wahrscheinlich zu *Praetetracrinus*; die abgebildeten Beispiele stammen jedoch alle aus dem Ober-Jura.

Hess (1975) erwähnte Columnalia und Basalkränze von „*Tetracrinus*“ aus dem Pliensbachium und Toarcium von Seewen/Schweiz.

Simms (1989a) bildete unter dem Namen *Plicatocrinus* die Verbindungsfläche eines Columnale aus dem Toarcium von Dorset ab, und er (Simms 1989b) beschrieb diese Form ausführlich als *Plicatocrinus inornatus* n. sp. Ich stelle sie zu *Praetetracrinus*.

Da ich weder die von Sieverts-Doreck noch die von Hess erwähnten Sklerite aus dem Pliensbachium gesehen habe noch in der aus faziellen Gründen sehr „höffigen“

„*Cadomella*“-Schicht des Lias delta des Zollernalbkreises in Schwaben fündig wurde, versehe ich das Vorkommen im Lias delta (Ober-Pliensbachium) vorerst mit einem Fragezeichen.

5.2. Phylogenie

5.2.1. Phylogenie von *Plicatocrinus*

Plicatocrinus (nachgewiesen ab Pliensbachium) läßt sich aus dem Formenkreis um die Gattungen *Amaltheocrinus* KLIKUSHIN 1984, *Quenstedticrinus* KLIKUSHIN 1987 und *Shroshaecrinus* KLIKUSHIN 1987 (Sinemurium bis Aalenium) herleiten, zu dem auch „*Plicatocrinus*“ *liasinus* QUENSTEDT 1852 und „*Eugeniacrinus*“ *deslongchampsi* LORIOL 1882 gehören. Als Ausgangspunkt kommen am ehesten Formen in Betracht, die bereits ein Skelettelement besaßen, das als Basalkranz interpretiert werden kann, also Formen aus der Nähe des osteuropäischen „*Amaltheocrinus amalthei*“ sensu KLIKUSHIN 1987, der jedoch einer anderen Gattung angehört als der süddeutsche *Amaltheocrinus amalthei* (s. JÄGER 1993). (Weitere, stärker spezialisierte Abkömmlinge dieses im Lias stark radiierenden Formenkreises sind die Gattungen *Eudesicrinus* LORIOL 1882, *Cotylederma* QUENSTEDT 1852, *Gutticrinus* KLIKUSHIN 1987, *Capsicocrinus* DELOGU & NICOSIA 1984, *Dinardocrinus* MANNI & NICOSIA 1987 und *Paracotylederma* MANNI & NICOSIA 1987).

Wichtigste Änderungen bei der Entwicklung dieses Formenkreises zu *Plicatocrinus*, speziell zur ältesten Species *Pl. sulzkirchenensis* JÄGER 1993, wären dabei gewesen: „Verzwergung“ und Aufgabe einer einigermaßen regelmäßigen Fünfstrahlsymmetrie zugunsten einer variablen Vier- bis Achtstrahligkeit mit Überwiegen von fünf- bis siebenstrahligen Exemplaren. Ob allerdings die Species *sulzkirchenensis* mit ihren sehr kleinen, sehr dünnen und außergewöhnlich hohen Kronenskleriten an der Basis der *Plicatocrinus*-Phylogenie stand, ist fraglich; eher stellt sie einen spezialisierten frühen Seitenzweig dar. Ihr sehr hoher Basalkranz steht im Gegensatz zu den mäßig niedrigen bis sehr niedrigen Basalkränzen der späteren *Plicatocrinus*-, *Praetetracrinus*- und *Tetracrinus*-Species. Etwa zur Zeit Ober-Pliensbachium bis Unter-Toarcium, noch vor einer weiteren phylogenetischen Aufspaltung, mußte der Basalkranz also deutlich niedriger und auch etwas dickwandiger geworden sein.

Nach Abspaltung von *Praetetracrinus* (s. 5.2.2) haben dann etwa im Verlauf des Mittel-Jura auf der zu den oberjurassischen *Plicatocrinus*-Species führenden Linie Verwachsungen von I Br_1 und I Br_2 sowie – wegen des Ansatzes der ersten Pinnule am II Br_1 und nicht am II Br_2 – auch von II Br_1 und II Br_2 stattgefunden. Der größere Teil der oberjurassischen *Plicatocrinus*-Species behielt als ursprüngliches Merkmal die überwiegende Sechsstrahligkeit bei, der kleinere Teil „sprang“ zur Vierstrahligkeit (*Pl. tetragonus* JAEKEL 1892 und evtl. andere Species; s. SIEVERTS-DORECK 1964) – eine Konvergenz zur *Praetetracrinus*-*Tetracrinus*-Linie (s. 5.2.2), in der der Sprung zur Vierstrahligkeit jedoch früher stattfand.

5.2.2. Abspaltung und Differenzierung der Gattung *Praetetracrinus*

Auf dem zu *Praetetracrinus* führenden Ast bildete sich zunächst das auffallendste und namengebende Merkmal von *Praetetracrinus* und *Tetracrinus* allmählich heraus: die Vierstrahligkeit. Im mittleren Ober-Toarcium vom Watton Cliff waren Abweichungen von der Vierstrahligkeit (bei Columnalia, nicht bei Basalkränzen) noch sehr häufig, um die Toarcium-/Aalenium-Grenze herum (bei Basalkränzen) seltener und im Aalenium (bei Columnalia) ziemlich selten. Die Anzahl der Armstrahlen war bereits bei *Plicatocrinus sulzkirchenensis* auch in der Anzahl der Culminagruppen auf den Columnalia angedeutet; bei *Praetetracrinus* wurde dies nun sehr deutlich, um später bei *Tetracrinus* wieder zu verschwimmen.

Die Differenzierung in drei *Praetetracrinus*-Species im mittleren Ober-Toarcium läßt eine Entstehung der Gattung spätestens im Unter-Toarcium vermuten, vielleicht unter erhöhtem Evolutionsdruck in einem Restbiotop der vielerorts benthosfeindlichen *falciferum*-Zeit. Nach Besserung der Lebensbedingungen im Grenzbereich Unter-/Ober-Toarcium fand wohl eine kleine Radiation statt. Die Subzone des Einsetzens der drei Arten des mittleren Ober-Toarciums ist nicht exakt bekannt, da Kondensation und Aufarbeitung die Einstufung häufig erschweren, aber offenbar setzten sie gleichzeitig ein. (Die von Simms (1989b: 87) kurz erwähnten „few ossicles" aus der *bifrons*-Zone (oberes Unter-Toarcium) von Somerset wären noch zu beurteilen.)

Die Verbindungen I Br_1–I Ax und II Br_{1-2}, die bei *Praetetracrinus* vom mittleren Ober-Toarcium an unterschiedlich ausgebildet sind (s. Tab. 4), variierten bereits bei den Verwandten im Sinemurium und Pliensbachium: Bei *Shroshaecrinus obliquistriatus* „I Br1–2 is a flat synarthry or slightly rugose synostosis whilst II Br1–2 is a flat synarthry" (Simms 1989b: 85); bei *Amaltheocrinus hausmanni* und *A. amalthei* sensu stricto sind es jeweils Synostosen (Jäger 1985, 1993); bei *Plicatocrinus sulzkirchenensis* ist I Br_1–I Ax eine Synostose, II Br_{1-2} unbekannt. Offenbar war an diesen Verbindungen die Synostose der häufigste Typ und evtl. der Ausgangszustand bei den Lias-Cyrtocriniden. Bei *kutscheri* und bei der unbenannten Species vom Watton Cliff wurde die Verbindung I Br_1–I Ax zur Muskelverbindung, und II Br_{1-2} blieb Synostose; bei *inornatus* und bei seinem Nachkommen *doreckae* war es gerade umgekehrt – mosaikartige Evolution.

Die Weiterentwicklung von *inornatus* zu *doreckae* fand im tiefen Aalenium statt: größerer Wuchs, relative Verengung der Kelchhöhle im Basalkranz im Laufe der Ontogenese, Vermehrung der Culmina und Tendenz zur „Vermiculierung" auf den Verbindungsflächen der Columnalia.

Mit *doreckae* im Aalenium begann die Dominanz der zuvor weniger häufigen *inornatus*/*doreckae*-Reihe über den nun selten werdenden *kutscheri*; möglicherweise reichte *doreckae*, zumindest aber die Gattung *Praetetracrinus*, bis ins Callovium oder in den Ober-Jura hinein. Jedoch sind die wenigen jüngeren Funde für vergleichende Untersuchungen unzureichend.

5.2.3. Entwicklung von *Praetetracrinus* zu *Tetracrinus*

Die Entstehung von *Tetracrinus* ist am ehesten von *Praetetracrinus doreckae* her denkbar. Große Basalkränze von *doreckae* haben bereits eine enge Kelchhöhle wie bei *Tetracrinus*, bei dem allerdings auch schon junge Basalkränze eine enge Kelchhöhle haben. Vielleicht verhinderte bei *doreckae* die Muskelverbindung zwischen II Br_1 und II Br_2 das Zusammenwachsen dieser Sklerite, die noch bei *Tetracrinus* getrennt sind. Umgekehrt ermöglichte die Synostose zwischen I Br_1 und I Br_2 = I Ax ein Zusammenwachsen; die S. 27 beschriebenen I Axx zeigen, daß dies vielleicht bereits im Aalenium geschah. Das Fehlen von II Axx stimmt bei *Praetetracrinus* und *Tetracrinus* überein.

Die genannten Entwicklungen fordern, daß einige der für die spezialisierten Plicatocrinidae des Ober-Jura charakteristischen Verwachsungen – nämlich die von I Br_1

und I Br_2 = I Ax und die der Pinnularia – zweimal unabhängig voneinander und konvergent bei *Plicatocrinus* einerseits und bei *Tetracrinus* andererseits entstanden sind.

6. Palökologie

Alle Proben stammen aus geringmächtigen Einschaltungen in Profilen mit ganz überwiegend toniger Sedimentation. Die meisten (außer den Proben 4 und 6) liegen in oder (häufiger) unmittelbar auf verhärteten Kondensationshorizonten mit geringen Sedimentationsraten und mit Fossilanreicherung, weil die Haftscheiben der Cyrtocrinina und Millericrinina auf Festsubstrat angewiesen waren und entweder auf dem verfestigten Kondensationshorizont selbst oder größeren Organismenresten in den Fossilanreicherungen siedelten.

Aus der Seltenheit von Haftscheiben in den meisten Proben (außer Pr. 4 und 5) ist zu schließen, daß die Crinoiden nicht unmittelbar an der Entnahmestelle der Proben lebten, sondern eingeschwemmt sind, aber aufgrund der Häufigkeit der meisten Skleritsorten und ihrer guten Erhaltung nicht aus großer Entfernung.

Generell herrschte im Lebensraum der Crinoiden deutliche Wasserbewegung (fast vollständige Disartikulation, z. T. Frachtsonderung); daher wäre es auch aussichtslos, auf Funde vollständiger Exemplare zu hoffen. Die Schwammriffe (ebenfalls Festgrund), in denen die oberjurassischen *Tetracrinus* und *Plicatocrinus* bevorzugt vorkommen, lagen dagegen meist unterhalb der Sturmwellenbasis.

7. Literatur

ARENDT, YU. A. (1974): Morskie lilii. Tsirtokrinidy. – Akad. Nauk SSSR, Paleont. Inst., Trudy: **144**, 251 S., 38 Abb., 4 Tab., 37 Taf.; Moskva.

BAYER, U., ALTHEIMER, E. & DEUTSCHLE, W. (1984): Environmental evolution in shallow epicontinental seas: Sedimentary cycles and bed formation. – *In*: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Lecture notes in Earth Sciences, **1**, Sedimentary and evolutionary cycles: 347–381, 18 Abb.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).

BIESE, W. (1935–1937): Crinoidea jurassica I–III. – Fossilium Catalogus, I. Animalia, **70**, **73**, **76**, 739 S.; s'Gravenhage. – [Reprint 1970]

CASTELLANA, M., MANNI, R. & NICOSIA, U. (1989): Bajocian cyrtocrinid crinoids from the Central Italy. – Boll. Soc. paleont. Ital., **28**/1: 71–77, 3 Abb., 1 Taf.; Modena.

DESLONGCHAMPS, J. A. & DESLONGCHAMPS, E. E. (1858): Mémoire sur la couche à *Leptaena*. – Bull. Soc. Linnéenne Normandie, **3**: 132–187, 5 Abb., Taf. 2–7; Caen.

DIETL, G. & RIEBER, H. (1980): Der Braune Jura der Westalb zwischen Balingen und Geisingen (Exkursion F_1 am 10. April und Exkursion F_2 am 11. April 1980). – Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N. F. **62**: 57–69, 5 Abb.; Stuttgart.

GERASIMOV, P. A. (1955): Rukovodjascie iskopaemye mezozoja, centralnych oblastej evropejskoj casti SSSR. – Cast, **2**, Iglokozie, Rakoobraznye, Cervi, Msanki i korally jurskich otloženij. 90 S., 1 + 14 Taf.; Moskva.

EWALD, J. (1859): Über die jurassischen Bildungen der Provinz Sachsen. – Mber. kgl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin, **1859**: 347–357; Berlin.

HESS, H. (1975): Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. – Veröff. naturhist. Mus. Basel, **8**, 130 S., 57 Abb., 2 Tab., 48 Taf.; Basel.

JÄGER, M. (1985): Die Crinoiden aus dem Pliensbachium (mittlerer Lias) von Rottorf am Klei und Empelde (Süd-Niedersachsen). – Ber. naturhist. Ges. Hannover, **128**: 71–151, 2 Abb., 4 Tab., 11 Taf.; Hannover.

– (1993): Die Crinoiden aus dem Pliensbachium vom Rhein-Main-Donau-Kanal bei Sulzkirchen. Teil 2: Gestielte Cyrtocrinina und Millericrinina: *Amaltheocrinus*, *Shroshae-*

crinus?, *Plicatocrinus* und Nachtrag zu Teil 1 (*Eudesicrinus*). – Archaeopteryx, **11**: 73–104, 120 Abb.; Eichstätt.

Jaekel, O. (1892): Ueber Plicatocriniden, *Hyocrinus* und *Saccocoma*. – Z. Deutsch. geol. Ges., **44**: 619–696, 12 Abb., Taf. 25–30; Berlin.

– (1918): Phylogenie und System der Pelmatozoen. – Paläont. Z., **3**: 1–128; Berlin.

Jenkyns, H. C. & Senior, J. R. (1977): A Liassic palaeofault from Dorset. – Geol. Mag., **114/1**: 47–52, 2 Abb., 1 Taf.; London.

Klikushin, V. G. (1984): Fossil crinoids of the suborder Hyocrinina. – Paleont. J. Moscow, **3**: 74–85; Moskow. – [Russisch]

– (1987): Crinoids from the Middle Liassic Rosso ammonitico beds. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **175/2**: 235–260, 6 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Loriol, P. de (1877–1879): Monographie des Crinoides fossiles de la Suisse. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **4–6**, 300 S., 21 Taf.; Genève.

– (1882–1889): Crinoides. – Paléontologie Francaise. 1. Animaux invertébrés, Terrain Jurassique, **11**: 627 + 580 S., 229 Taf.; Paris.

Manni, R. & Nicosia, U. (1987): New crinoids from Liassic sediments nearby Tivoli (Central Italy); rearrangement in the systematics of Eudesicrinids and Cotyledermatids. – Geologica Romana, **26**: 81–92, 16 Abb.; Roma.

Oppel, A. (1856): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **12**: 121–556; Stuttgart.

Quenstedt, F. A. (1874–1876): Petrefactenkunde Deutschlands, **1**, **4**, Asteriden und Encriniden. VIII + 724 S., Taf. 62–114; Leipzig.

Schreiner, A. (1976): Hegau und westlicher Bodensee. – Samml. geol. Führer, **62**, 93 S., 22 Abb., 1 Tab.; Berlin & Stuttgart (Borntraeger).

Sieverts-Doreck, H. (1958): Kleinreste von Echinodermen aus dem fränkischen Jura (Sammlung Schattenberg, Bamberg). – Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, **36**: 15–21; Bamberg.

– (1964): Über Neufunde von Plicatocriniden im Schwäbischen Jura. – Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N. F. **46**: 133–147, 11 Abb.; Stuttgart.

Simms, M. J. (1989): Columnal ontogeny in articulate crinoids and its implications for their phylogeny. – Lethaia, **22**: 61–68, 3 Abb.; Oslo. – [1989a]

– (1989): British Lower Jurassic crinoids. – Monogr. Palaeontogr. Soc., Publ. Nr. **581** (= part of Vol. 142 for 1988): 1–103, 25 Abb., 15 Tab., Taf. 1–15; London. – [1989b]

Ströbel, W. (1943): Mikrofauna im Weißen Jura alpha der mittleren und Südwestalb. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Abh., B, **88**: 1–39, mehrere Tab., Taf. 1–12; Stuttgart.

Zittel, K. A. v. (1882): Über *Plicatocrinus Fraasi* aus dem oberen weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Sitzungsber. kgl. Bayer. Akad. Wiss. München, math.-phys. Cl., **12/1**: 105–113, 2 Taf.; München.

Anschrift des Verfassers:
Dr. M. Jäger, Rohrbach Zement, Fossilien-Museum im Werkforum, D-72359 Dotternhausen.

Tafel 1

Praetetracrinus doreckae n. sp.

Haftscheibe

Fig. 1. Seit., SMNS Nr. 62568/2.

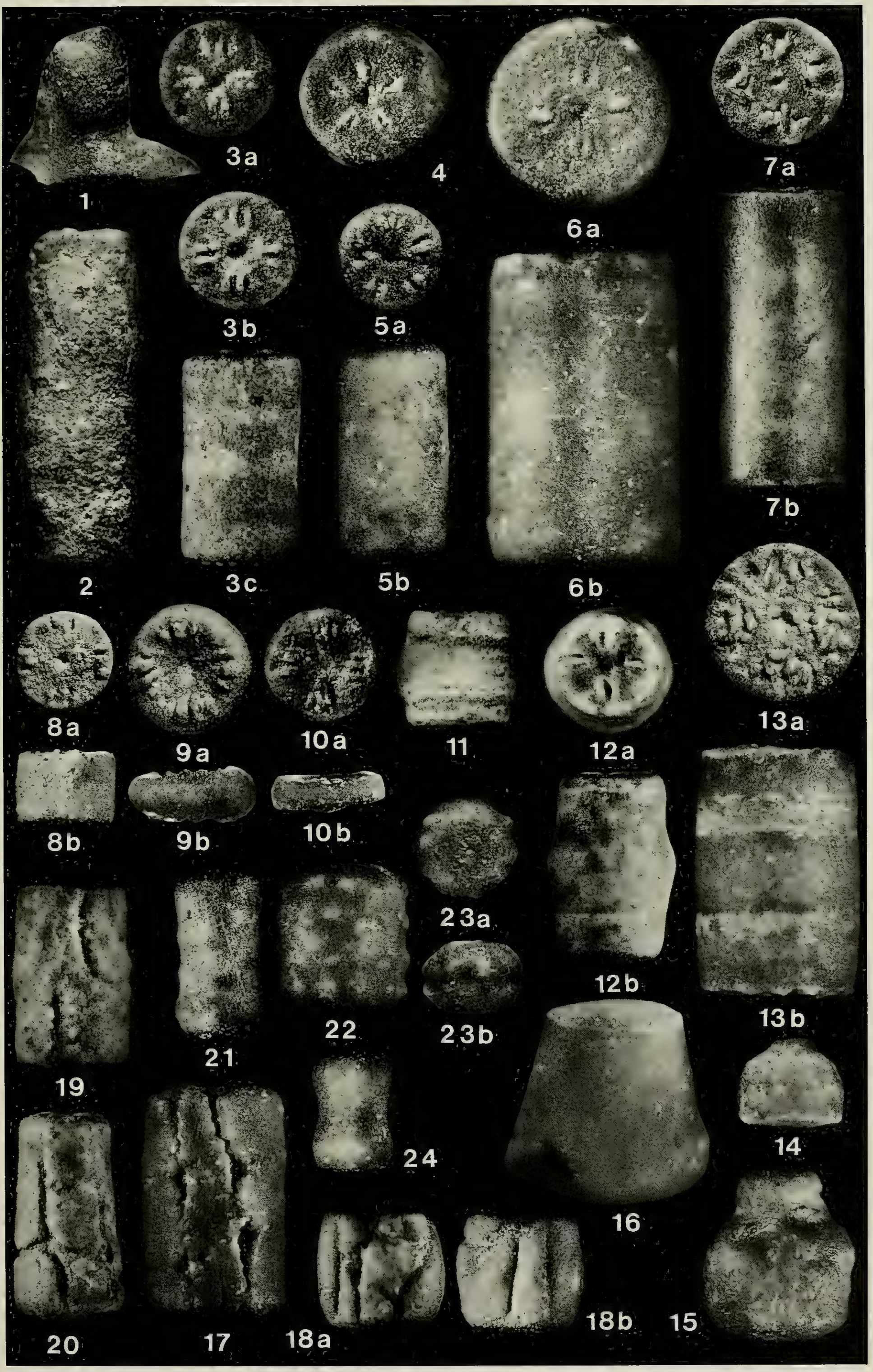
Columnalia

Fig. 2. Seit., schlank und hoch, SMNS Nr. 62568/3.
Fig. 3. Holotypus, a. und b. Verb., c. Seit., SMNS Nr. 62568/1.
Fig. 4. Verb., fünfstrahlig, Culmina relativ zentral, SMNS Nr. 62568/4.
Fig. 5. a. Verb., fünfstrahlig, Culmina relativ peripher, b. Seit., SMNS Nr. 62568/5.
Fig. 6. a. Verb., Culmina relativ zentral, b. Seit., relativ breit, SMNS Nr. 62568/6.
Fig. 7. a. Verb., Culmina vermiculierend, b. Seit., schlank und hoch, SMNS Nr. 62568/7.
Fig. 8. a. Verb., Culmina peripher, b. Seit., ziemlich niedrig, SMNS Nr. 62568/8.
Fig. 9. a. Verb., Culmina peripher, b. Seit., sehr niedrig, konvex gewölbt, SMNS Nr. 62568/9.
Fig. 10. a. Verb., b. Seit., sehr niedrig, SMNS Nr. 62568/10.
Fig. 11. Seit., Ringwulst, SMNS Nr. 62568/11.
Fig. 12. a. Verb., b. Seit., Ringwulst, SMNS Nr. 62568/12.
Fig. 13. a. Verb., Culmina vermiculierend, b. Seit., schwacher Ringwulst, farblich etwas abgehoben, SMNS Nr. 62568/13.
Fig. 14. Seit., Verbindungsflächen unterschiedlich groß, SMNS Nr. 62568/14.
Fig. 15. Seit., Verbindungsflächen unterschiedlich groß, SMNS Nr. 62568/15.
Fig. 16. Seit., Myzostomidencyste, SMNS Nr. 62568/16.
Fig. 17. Seit., Rillen, SMNS Nr. 62568/17.
Fig. 18. a. und b. Seit., Rillen, SMNS Nr. 62568/18.
Fig. 19. Seit., Rillen, SMNS Nr. 62568/19.
Fig. 20. Seit., Rillen, SMNS Nr. 62568/20.
Fig. 21. Seit., schlank und hoch, schwach granuliert, SMNS Nr. 62568/21.
Fig. 22. Seit., deutlich granuliert, SMNS Nr. 62568/22.
Fig. 23. a. Verb., Culmina reduziert, b. Seit., ziemlich niedrig, stark granuliert, SMNS Nr. 62568/23.
Fig. 24. Seit., konkav gewölbt, SMNS Nr. 62568/24.

Abkürzungen:
Seit. = Seitenansicht
Verb. = Verbindungsfläche

Fig. 1–6, 8–12, 14–15, 17–24 aus Probe 7, Aalenium, höchster *opalinus*-Ton, Tongrube Geisingen.
Fig. 7, 13, 16 aus Probe 8, Ober-Aalenium, Tongrube Geisingen.

Alle Fig.: x13.


1
3a
4
6a
7a
3b
5a
2
3c
5b
6b
7b
8a
9a
10a
11
12a
13a
8b
9b
10b
23a
12b
13b
19
21
22
23b
24
16
14
20
17
18a
18b
15

Tafel 2

Praetetracrinus? oder *Tetracrinus*? n. sp.

Primaxillare (I Ax)

Fig. 1. a. Ob., b. Außen., c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62571/1

Praetetracrinus doreckae n. sp.

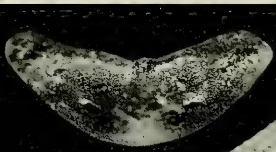
Columnalia

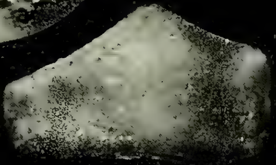
Fig. 2. a. Verb., Culmina reduziert, aber noch erkennbar, Ringwall, b. Seit., SMNS Nr. 62568/25.
Fig. 3. a. und c. Verb., Culmina reduziert, Ringwall, b. Seit., SMNS Nr. 62568/26.
Fig. 4. Verb., Culmina reduziert, Ringwall, SMNS Nr. 62568/27.
Fig. 5. Seit., Verbindungsflächen unterschiedlich groß, SMNS Nr. 62568/28.
Fig. 6. Seit., Verbindungsflächen schief zueinander, SMNS Nr. 62568/29.
Fig. 7. Seit., konvex gewölbt, SMNS Nr. 62568/30.
Fig. 8. Seit., stark konvex gewölbt, fast kugelförmig, SMNS Nr. 62568/31.
Fig. 9. a. Verb., Culmina reduziert, Ringwall, b. Seit., stark konvex gewölbt, fast kugelförmig, Verbindungsflächen etwas schief zueinander, SMNS Nr. 62568/32.
Fig. 10. Seit., stellenweise granuliert (z. B. vertikale Reihe links oben im Bild), Verbindungsflächen schief zueinander, SMNS Nr. 62568/33.

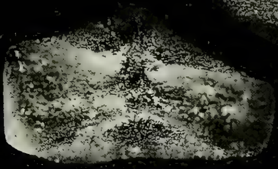
Abkürzungen:
Ob. = Oberseite
Außen. = Außenseite
Ventr. = Ventralseite
Unt. = Unterseite
Seit. = Seitenansicht
Verb. = Verbindungsfläche

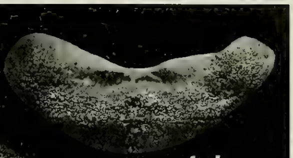
Fig. 1–10 aus Probe 7, Aalenium, höchster *opalinus*-Ton, Tongrube Geisingen.

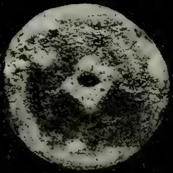
Alle Fig.: x11,5.

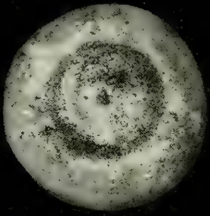

1a

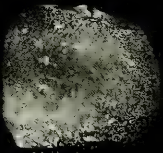

1b

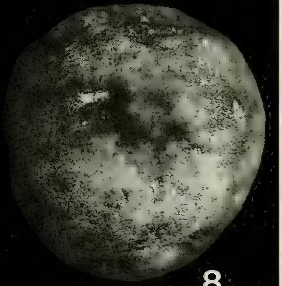

1c

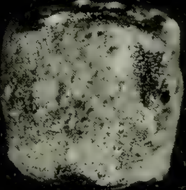

1d

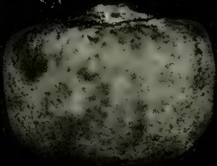

2a

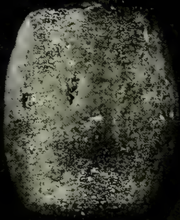

3a

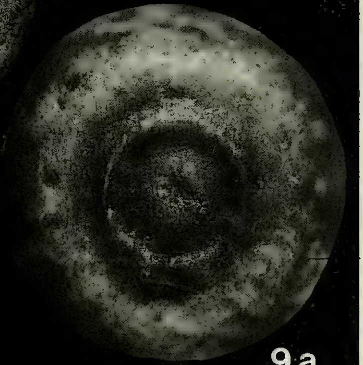

6

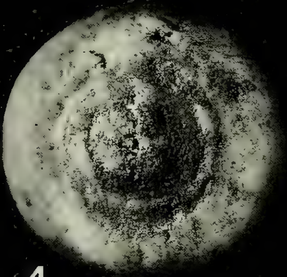

8

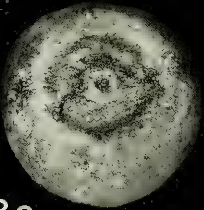

2b

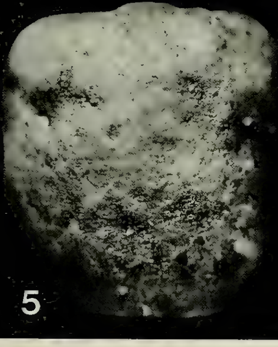

3b

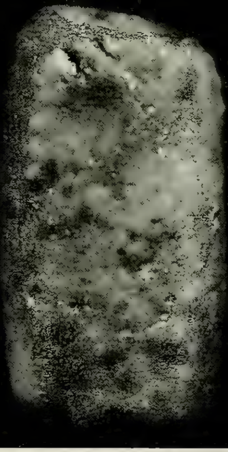

7

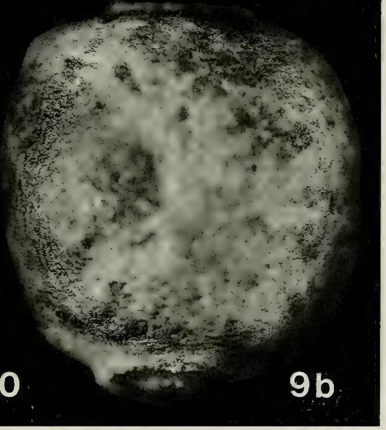

9a


4


3c


5


10


9b

Tafel 3

Praetetracrinus doreckae n. sp.

Basalkränze (BB)

Fig. 1. a. Ob., großes Exemplar, Verbindungsflächen geringfügig nach innen geneigt, b. Außen., c. Unt., SMNS Nr. 62568/34.
Fig. 2. a. Ob., b. Außen., SMNS Nr. 62568/35.
Fig. 3. a. Außen., b. Unt., SMNS Nr. 62568/36.
Fig. 4. a. Ob., b. Außen., SMNS Nr. 62568/37.
Fig. 5. a. Ob., b. Außen., c. Unt., SMNS Nr. 62568/38.
Fig. 6. a. Ob., b. Außen., c. Unt., SMNS Nr. 62568/39.

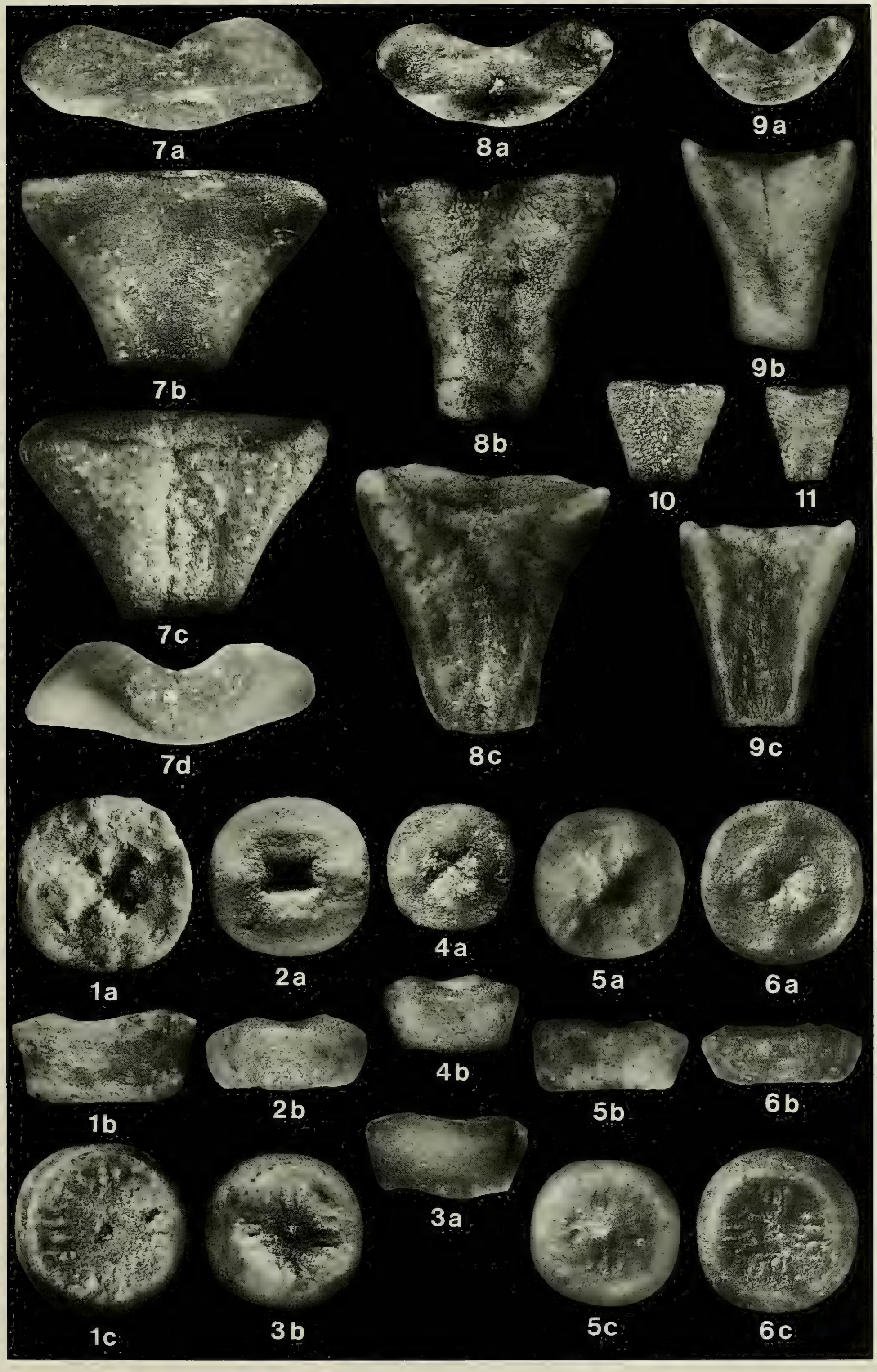
Radialia (RR)

Fig. 7. a. Ob., b. Außen., ziemlich hoch, sehr breit, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/40.
Fig. 8. a. Ob., b. Außen., hoch, mäßig schmal, c. Ventr., SMNS Nr. 62568/41.
Fig. 9. a. Ob., b. Außen., hoch, ziemlich schmal, c. Ventr., SMNS Nr. 62568/42.
Fig. 10. Außen., klein, mäßig breit, SMNS Nr. 62568/43.
Fig. 11. Außen., klein, schmal, SMNS Nr. 62568/44.

Abkürzungen s. Taf. 2.

Fig. 1 aus Probe 8, Ober-Aalenium, Tongrube Geisingen.
Fig. 2–11 aus Probe 7, Aalenium, höchster *opalinus*-Ton, Tongrube Geisingen.

Alle Fig.: x13.


7a
8a
9a
7b
9b
8b
10
11
7c
9c
7d
8c
1a
2a
4a
5a
6a
1b
2b
4b
5b
6b
3a
1c
3b
5c
6c

Tafel 4

Praetetracrinus doreckae n. sp.

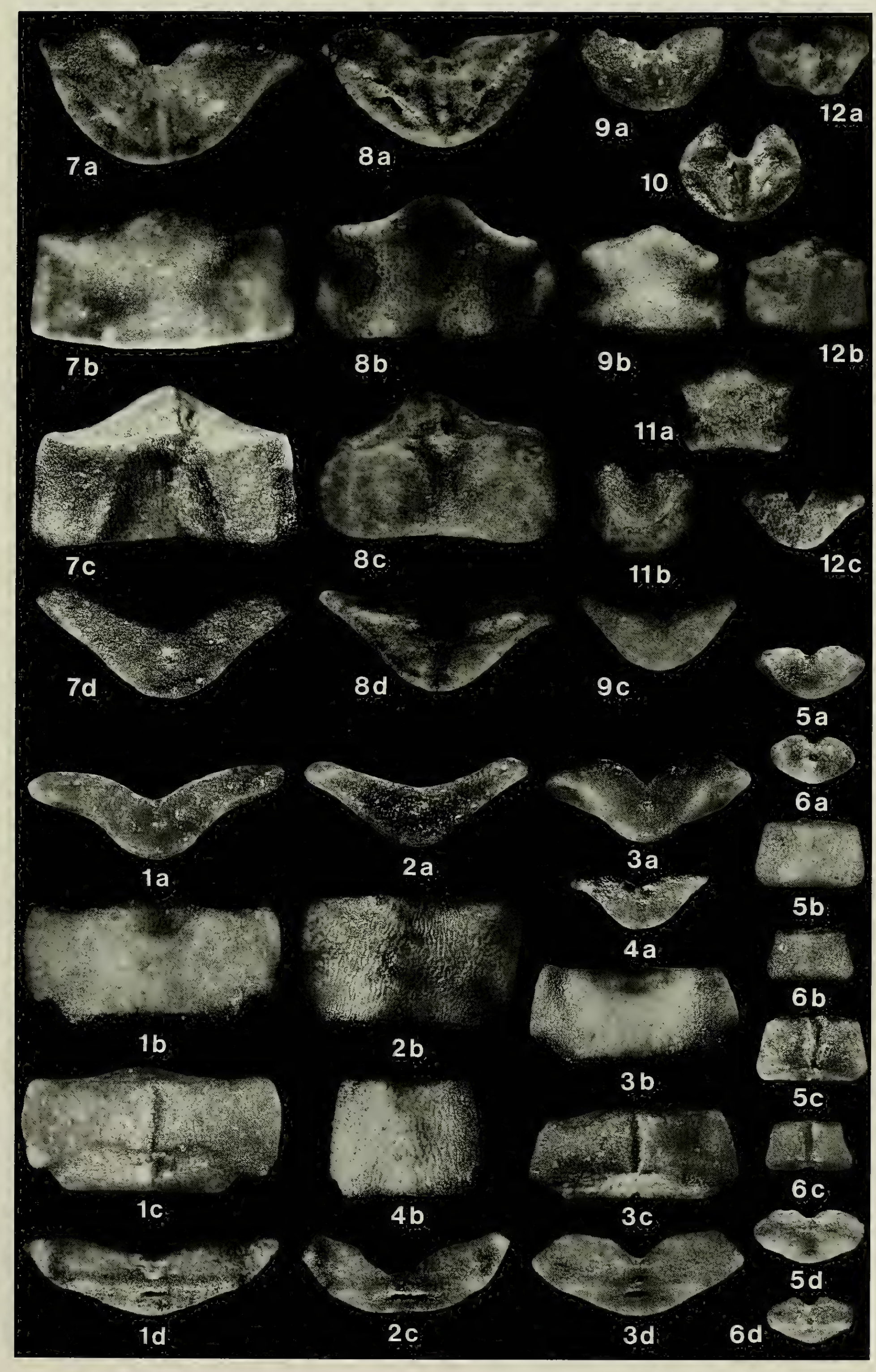
Erste Primibrachialia (I Brr$_1$)
Fig. 1. a. Ob., b. Außen., breit, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/45.
Fig. 2. a. Ob., b. Außen., c. Unt., SMNS Nr. 62568/46.
Fig. 3. a. Ob., b. Außen., breit, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/47.
Fig. 4. a. Ob., b. Außen., schmal, SMNS Nr. 62568/48.
Fig. 5. a. Ob., b. Außen., klein, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/49.
Fig. 6. a. Ob., b. Außen., klein, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/50.

Zweite Primibrachialia = Primaxillaria (I Brr$_2$ = I Axx)
Fig. 7. a. Ob., b. Außen., c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/51.
Fig. 8. a. Ob., b. Außen., c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/52.
Fig. 9. a. Ob., b. Außen., c. Unt., SMNS Nr. 62568/53.
Fig. 10. Ob., klein, SMNS Nr. 62568/54.
Fig. 11. a. Außen., klein, b. Unt. (schräg), SMNS Nr. 62568/55.
Fig. 12. a. Ob., b. Außen., klein, c. Unt., SMNS Nr. 62568/56.

Abkürzungen s. Taf. 2.

Fig. 1–12 aus Probe 7, Aalenium, höchster *opalinus*-Ton, Tongrube Geisingen.

Alle Fig.: x13.


7a
8a
9a
12a
10
7b
8b
9b
12b
11a
7c
8c
11b
12c
7d
8d
9c
5a
6a
1a
2a
3a
5b
4a
1b
2b
6b
3b
5c
1c
4b
3c
6c
5d
1d
2c
3d
6d

Tafel 5

Praetetracrinus doreckae n. sp.

Erste Sekundibrachialia (II Brr$_1$)

Fig. 1. a. Ob., b. Außen., breit, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/57.
Fig. 2. a. Ob., b. Ventr., c. Unt., SMNS Nr. 62568/58.
Fig. 3. Außen., längere Lateralkante mit Knick, SMNS Nr. 62568/59.
Fig. 4. Außen., längere Lateralkante mit Knick, SMNS Nr. 62568/60.
Fig. 5. a. Ob., b. Außen., klein, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/61.
Fig. 6. a. Ob., b. Außen., klein, kürzere Lateralkante konkav, c. Ventr., d. Unt., SMNS Nr. 62568/62.
Fig. 7. a. Außen., klein, sehr schmal, kürzere Lateralkante konkav, b. Ventr., SMNS Nr. 62568/63.

Distale Sekundibrachialia (II Brr$_{2...n}$) mit Muskelverbindung oben und unten

Fig. 8. a. Ob., Pinnularsockel rechts, b. Außen., c. Ventr., Pinnularsockel links, SMNS Nr. 62568/64.
Fig. 9. a. Ob., Pinnularsockel links, b. Außen., c. Ventr., Pinnularsockel rechts, SMNS Nr. 62568/65.
Fig. 10. a. Ob., Pinnularsockel rechts, b. Außen., c. Ventr., Pinnularsockel links, d. Unt., SMNS Nr. 62568/66.
Fig. 11. a. Ob., Pinnularsockel rechts, b. Außen., c. Ventr., Pinnularsockel links, d. Unt., SMNS Nr. 62568/67.
Fig. 12. a. Ob., klein, Pinnularsockel links, fast so groß wie Verbindungsfläche des Brachiale, b. Außen., SMNS Nr. 62568/68.
Fig. 13. a. Ob., klein, Pinnularsockel rechts, fast so groß wie Verbindungsfläche des Brachiale, b. Außen., SMNS Nr. 62568/69.
Fig. 14. a. Ob., klein, Pinnularsockel rechts, fast so groß wie Verbindungsfläche des Brachiale, b. Außen., SMNS Nr. 62568/70.
Fig. 15. Außen., Pinnularsockel rechts, SMNS Nr. 62568/71.
Fig. 16. Außen., Pinnularsockel rechts, SMNS Nr. 62568/72.
Fig. 17. Außen., Pinnularsockel rechts, SMNS Nr. 62568/73.

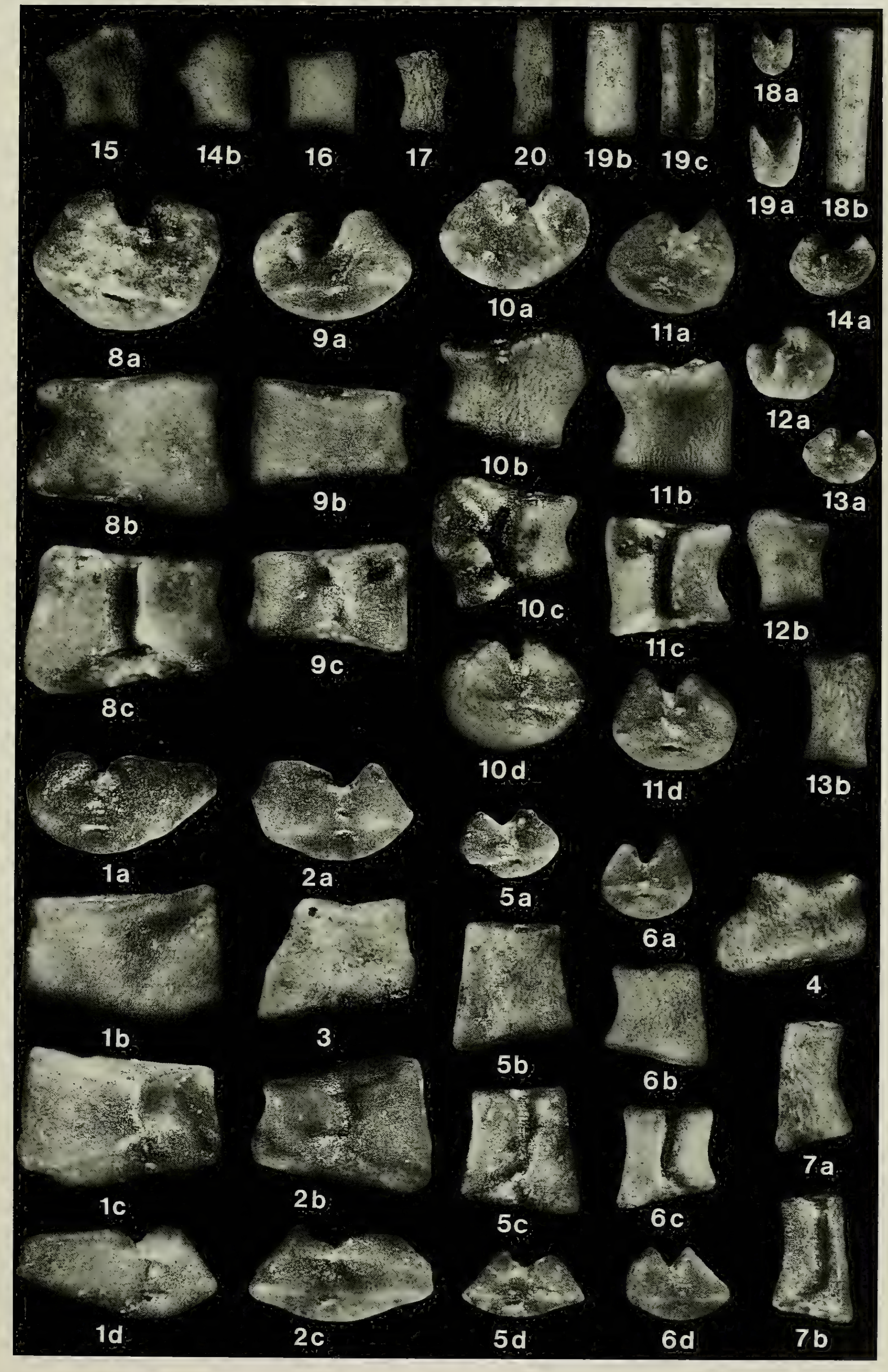
Pinnularia

Fig. 18. a. Verb., b. Außen., SMNS Nr. 62568/74.
Fig. 19. a. Verb., b. Außen., c. Ventr., SMNS Nr. 62568/75.
Fig. 20. Außen., SMNS Nr. 62568/76.

Abkürzungen s. Taf. 2.

Fig. 1–20 aus Probe 7, Aalenium, höchster *opalinus*-Ton, Tongrube Geisingen.

Alle Fig.: x13.


15
14b
16
17
20
19b
19c
18a
19a
18b
8a
9a
10a
11a
14a
12a
8b
9b
10b
11b
13a
10c
12b
8c
9c
11c
10d
11d
13b
1a
2a
5a
6a
4
1b
3
5b
6b
7a
1c
2b
5c
6c
1d
2c
5d
6d
7b

Tafel 6

Shroshaecrinus? *quedlinburgensis* n. sp.

Haftscheibe

Fig. 1. Ob., SMNS Nr. 62570/2.

Columnalia

Fig. 2. Seit., SMNS Nr. 62570/3.
Fig. 3. Holotypus, a. Verb., b. Seit., SMNS Nr. 62570/1.
Fig. 4. a. Verb., wenige Culmina, b. Seit., SMNS Nr. 62570/4.
Fig. 5. a. Verb., b. Seit., SMNS Nr. 62570/5.
Fig. 6. Seit., SMNS Nr. 62570/6.
Fig. 7. a. Verb., viele Culmina an der Peripherie, b. Seit., SMNS Nr. 62570/7.

Praetetracrinus kutscheri n. sp. oder *Pr. inornatus* (SIMMS 1989)

Columnalia

Fig. 8. a. und b. Seit., Rillen, SMNS Nr. 62572/1.
Fig. 9. Verb., SMNS Nr. 62572/2.

Basalkränze (BB)

Fig. 10. a. Ob., b. Außen., SMNS Nr. 62572/3.
Fig. 11. a. Außen., b. Unt., SMNS Nr. 62572/4.

Radiale (R)

Fig. 12. Außen., SMNS Nr. 62572/5.

Praetetracrinus kutscheri n. sp.

Zweites Primibrachiale = Primaxillare (I Br_2 = I Ax)

Fig. 13. Holotypus, a. Außen., b. Ventr., c. Unt., SMNS Nr. 62569/1.

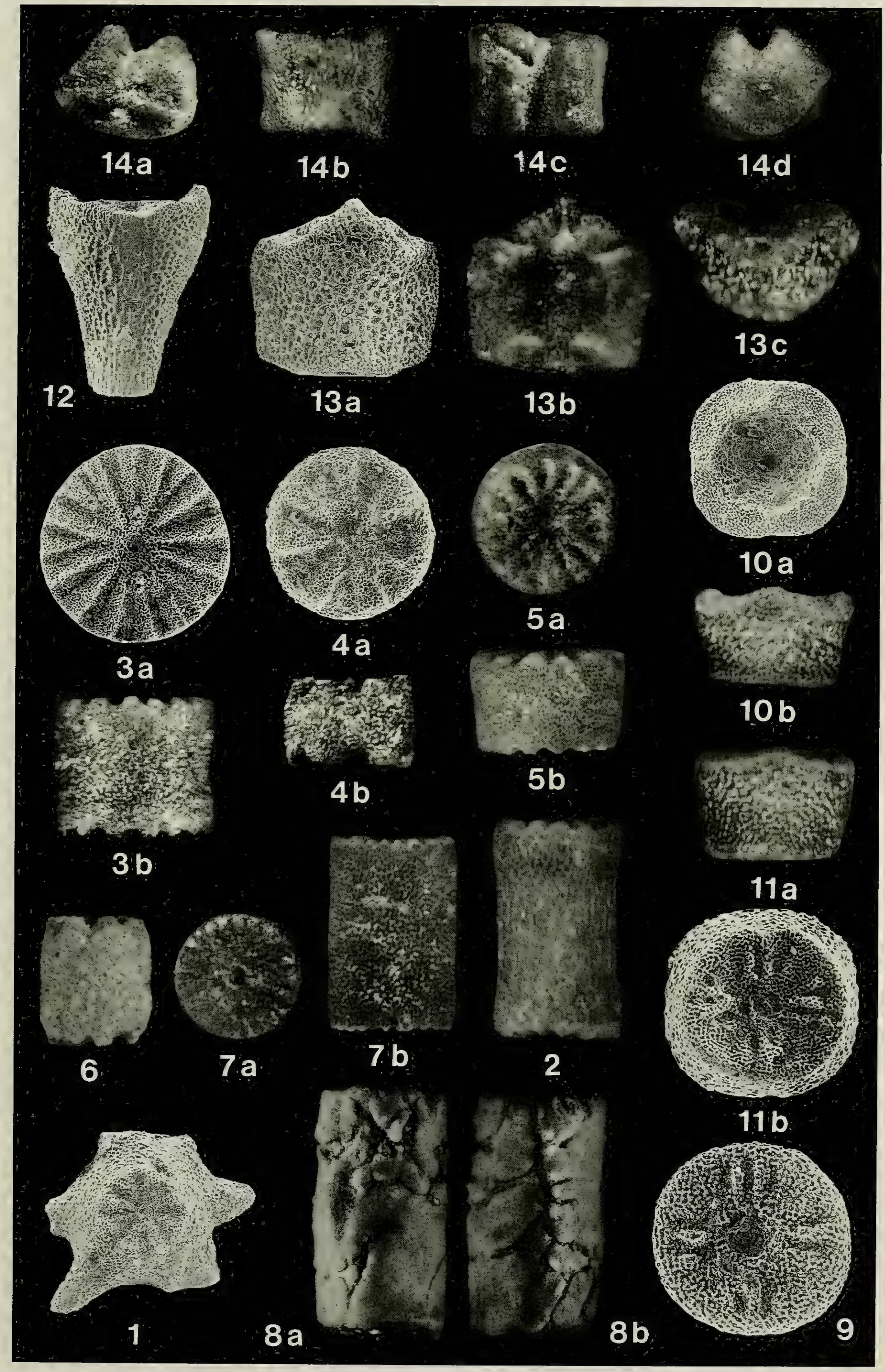
Distale Epizygale (II $Br_{2...n}$ mit Synostose unten)

Fig. 14. a. Ob., Pinnularsockel rechts, b. Außen., c. Ventr., Pinnularsockel links, d. Unt., SMNS Nr. 62569/2.

Abkürzungen s. Taf. 2.

Fig. 1–7, 9–13 aus Probe 5, oberes Ober-Toarcium (bis basales Unter-Aalenium), Quedlinburg.
Fig. 8 aus Probe 2, mittleres Ober-Toarcium, *jurense*-Bank, Schömberg.
Fig. 14 aus Probe 7, Aalenium, höchster *opalinus*-Ton, Tongrube Geisingen.

Fig. 1–2, 3b, 4b, 5–7, 13: x40.
Fig. 3a, 4a, 11b: x50.
Fig. 8, 14: x16.
Fig. 9: x60.
Fig. 10, 11a: x42.
Fig. 12: x30.


14a
14b
14c
14d
12
13a
13b
13c
10a
3a
4a
5a
10b
3b
4b
5b
11a
6
7a
7b
2
11b
1
8a
8b
9

Tafel 7

Praetetracrinus kutscheri n. sp.

Erste Primibrachialia (I Brr$_1$)
Fig. 1. a. Ob., b. Außen., schmal, SMNS Nr. 62569/3.
Fig. 2. a. Ob., b. Außen., breit, SMNS Nr. 62569/4.

Zweite Primibrachialia = Primaxillaria (I Brr$_2$ = I Axx)
Fig. 3. a. Ob., b. Außen., c. Unt., SMNS Nr. 62569/5.
Fig. 4. a. Ob., b. Außen., c. Unt., SMNS Nr. 62569/6.

Erste Sekundibrachialia (II Brr$_1$)
Fig. 5. a. Ob., b. Außen., c. Ventr., SMNS Nr. 62569/7.
Fig. 6. a. Ob., b. Außen., c. Ventr., SMNS Nr. 62569/8.
Fig. 7. a. Ob., b. Außen., SMNS Nr. 62569/9.

Distale Hypozygalia (II Brr$_{2...n}$ mit Synostose oben)
Fig. 8. a. Ob., b. Außen., SMNS Nr. 62569/10.
Fig. 9. a. Ob., b. Außen., SMNS Nr. 62569/11.

Distales Epizygale (II Br$_{3...n}$ mit Synostose unten)
Fig. 10. a. Außen., b. Unt., SMNS Nr. 62569/12.

Praetetracrinus kutscheri n. sp. oder *Pr. inornatus* (Simms 1989)

Distale Sekundibrachialia (II Brr$_{2...n}$) mit Muskelverbindung oben und unten
Fig. 11. a. Ob., b. Außen., Pinnularsockel rechts, SMNS Nr. 62572/6.
Fig. 12. Außen., Pinnularsockel rechts, SMNS Nr. 62572/7.

Shroshaecrinus? *quedlinburgensis* n. sp.

Zuordnung sehr unsicher, evtl. Isocrinidae?; mit Basalia und mit Synarthrie-Verbindung zwischen den Primibrachialia I Brr$_1$ und I Axx.

Radiale (R)
Fig. 13. a. Ob., b. Außen., SMNS Nr. 62573/1.

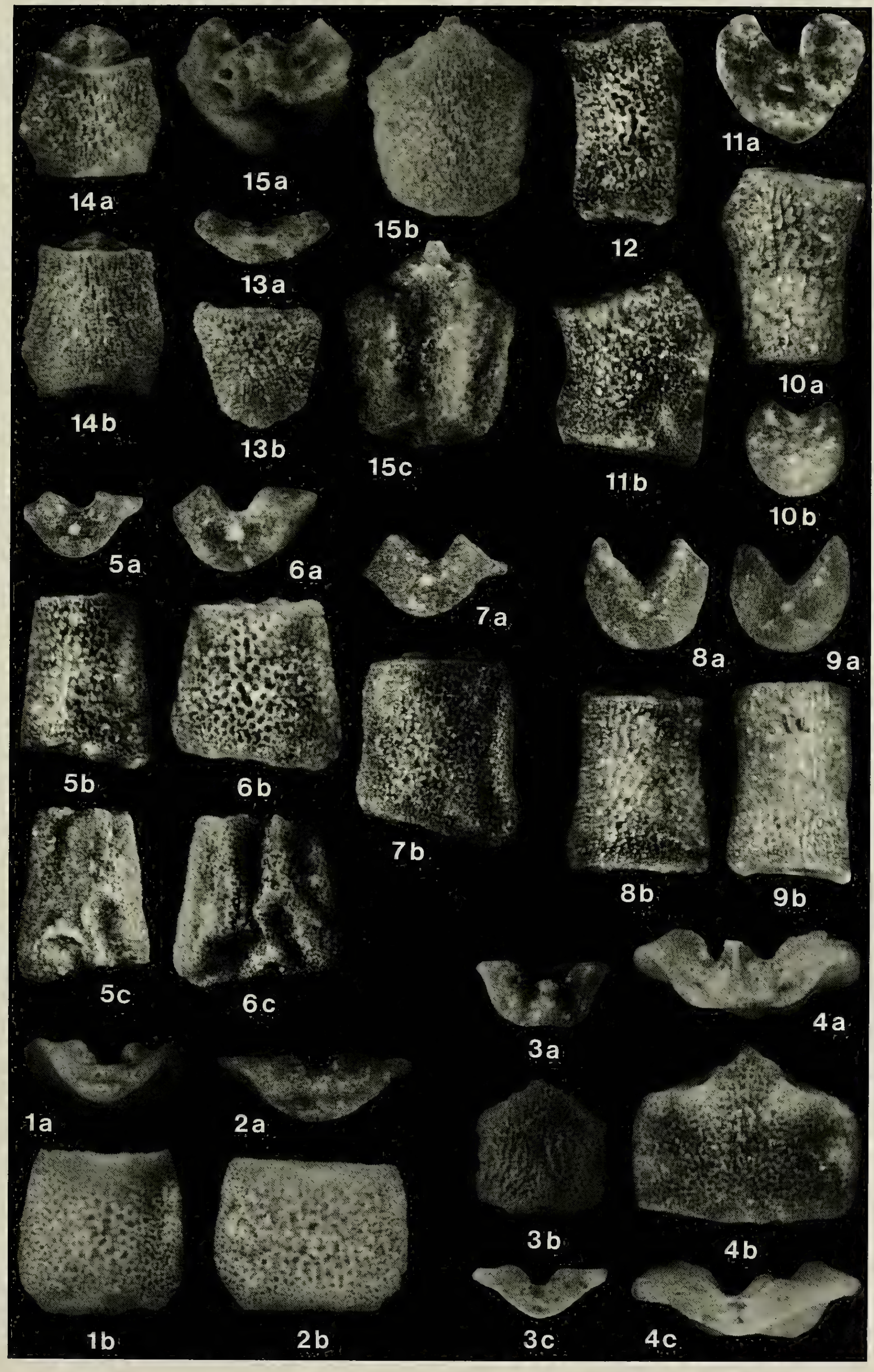
Erstes Primibrachiale (I Br$_1$)
Fig. 14. a. Ob./Außen. (schräg), b. Außen., SMNS Nr. 62573/2.

Zweites Primibrachiale = Primaxillare (I Br$_2$ = I Ax)
Fig. 15. a. Ob., b. Außen., c. Ventr., SMNS Nr. 62573/3.

Abkürzungen s. Taf. 2.

Fig. 1–4, 6, 11–12, 14–15 aus Probe 5, oberes Ober-Toarcium (bis basales Unter-Aalenium), Quedlinburg.
Fig. 5, 7–10, 13 aus Probe 6, basales Unter-Aalenium, Tongrube Mistelgau.

Alle Fig.: x30.


14a
15a
15b
12
11a
13a
14b
13b
15c
11b
10a
10b
5a
6a
7a
8a
9a
5b
6b
7b
8b
9b
5c
6c
3a
4a
1a
2a
3b
4b
1b
2b
3c
4c

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 227	12 S., 10 Abb.	Stuttgart, 31. 7. 1995

Amoebopeltoceras n. g., eine neue Ammonitengattung aus dem Oberjura (Ober-Oxfordium bis Unter-Kimmeridgium) von Südwestdeutschland und Spanien

Amoebopeltoceras n. g., a new ammonite genus from the Upper Jurassic (Late Oxfordian to Early Kimmeridgian) of SW Germany and Spain

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 10 Abbildungen

Abstract

The new ammonite genus *Amoebopeltoceras* (Aspidoceratidae, Epipeltoceratinae) is described from the Upper Jurassic (Late Oxfordian and Early Kimmeridgian) of SW Germany and Spain. It is characterized by simple ribs like in the genus *Epipeltoceras* Spath, but is different from the latter by the occurrence of a keeled venter. Two ammonite species are included in *Amoebopeltoceras*: *Amoebopeltoceras albertii* n. sp. and *A. suevicum* (Fischer). The age of the type horizon of *Amoebopeltoceras albertii*, now called „*bimammatum* horizon", is discussed in detail.

Resumé

Le genre nouveau *Amoebopeltoceras* (Aspidoceratidae, Epipeltoceratinae) est décrit du Jurassique Supérieur (Oxfordien Supérieur, Kimméridgien Inférieur) de la Souabe et de l'Espagne. Il se distingue du genre *Epipeltoceras* Spath par la présence d'un carène médian. Deux espèces d'ammonites sont attribuées au genre nouveau *Amoebopeltoceras*: *Amoebopeltoceras albertii* n. sp. et *A. suevicum* (Fischer). L'age du horizon à Bimammatum (Oxfordien terminal), horizon original de l'espèce *Amoebopeltoceras albertii*, est discuté en détail.

Zusammenfassung

Aus dem Oberjura (Ober-Oxfordium bis Unter-Kimmeridgium) von Südwestdeutschland und Spanien wird die neue Ammonitengattung *Amoebopeltoceras* (Aspidoceratidae, Epipeltoceratinae) beschrieben. Sie zeichnet sich aus durch Einfachrippen ähnlich wie die Gattung *Epipeltoceras* Spath, unterscheidet sich aber von dieser durch den Besitz eines medianen Kiels.

Zwei Arten werden zu *Amoebopeltoceras* gestellt: *Amoebopeltoceras albertii* n. sp. und *A. suevicum* (Fischer). Auf die Altersstellung des Fundniveaus von *Amoebopeltoceras albertii*, des sogenannten „*bimammatum*-Horizonts" (Ober-Oxfordium), wird ausführlich eingegangen.

1. Einleitung

In den Lochen-Schwammkalken des oberen Oxfordiums im Gebiet der westlichen Schwäbischen Alb zwischen den Lochenbergen und der Oberen Donau lassen sich immer wieder reiche Fossilniveaus ausscheiden, mit denen es bei genauer Kenntnis ihrer Abfolge möglich ist, eine hochauflösende Stratigraphie mit Ammoniten-Faunenhorizonten zu erarbeiten. Ein Großteil der darin auftretenden Arten ist entweder in den grundlegenden Arbeiten von Quenstedt (1887–1888) und Oppel (1862) oder in solchen aus dem Ausland beschrieben worden.

Leider ist bei vielen der beschriebenen Arten die Kenntnis des Fundhorizonts verlorengegangen, oder aber die Stücke waren bereits von Anfang an unhorizontiert (Hangschuttmaterial, Sammlungsmaterial). Es wird daher angestrebt, jetzt auch im unteren Weißjura Faunenhorizonte mit ihrem Artbestand zu charakterisieren. Einer der inzwischen am besten dokumentierten Faunenhorizonte ist der *bimammatum*-Horizont, von dem Quenstedt aus dem Hangschutt im Bereich des „Grats" bei Laufen/Eyach bereits eine Anzahl Arten beschrieben und abgebildet hat. Trotz der langen Sammeltätigkeit und der zunehmenden Kenntnis weiterer Juravorkommen mit entsprechender Altersstellung kommt es mitunter immer noch vor, daß Ammonitenarten bis heute gänzlich unbekannt oder unerkannt geblieben sind. Vertreter einer solchen Gruppe sollen im folgenden erstmals beschrieben werden.

Im Text verwendete Abkürzungen:
D = Durchmesser, Wh = Windungshöhe, Nw = Nabelweite, Wb = Windungsbreite, Z/2 = Rippenzahl pro halbem Umgang, [m] = Mikroconch, [M] = Makroconch, SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

Dank

Für die Überlassung eines Fundstücks danke ich Herrn Dipl.-Geol. M. Baumgärtner (Institut für Geologie u. Paläontologie der Universität Stuttgart). Die Herren Dr. R. Gygi (Naturhistorisches Museum Basel) und Dr. A. Liebau (Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen) ermöglichten freundlicherweise die Ausleihe von Original-Material. Herr Dipl.-Min. R. Fischer (Institut für Neue Materialien, Universität Saarbrücken) stellte die photographischen Aufnahmen her, Herr W. Frech (Geologisch-Paläontologisches Institut der Universtität Stuttgart) die Abzüge davon.

2. Systematik

Familie Aspidoceratidae Zittel 1895

Unterfamilie Epipeltoceratinae Donovan, Callomon & Howarth 1981

Gattung *Amoebopeltoceras* n. g.

Typusart: *Amoebopeltoceras albertii* n. sp.

Derivatio nominis: nach der morphologischen Ähnlichkeit zu *Amoeboceras* einerseits und *Epipeltoceras* andererseits.

Diagnose. – Die vermutlich mikroconche Ammonitengattung *Amoebopeltoceras* weist kräftige, scharfe Einfachrippen auf, die in ventrale Knoten verlängert sein können, aber in der Medianlinie unterbrochen sind. Auf der Medianlinie ist ein glatter Kiel ausgebildet. Im äußeren Flankendrittel kann eine zusätzliche ventromarginale Knotenreihe ausgebildet sein, bei der die Knoten senkrecht zur Flanke auf den Rippen stehen.

Die systematischen und morphologischen Beziehungen der Gattung *Amoebopeltoceras* sind in Kapitel 4 ausführlich dargestellt.

Amoebopeltoceras albertii n. sp.
Abb. 1–4

Holotypus: Original zu Abb. 1, SMNS Inv.-Nr. 62564.

Locus typicus: Mühlheim/Donau, Schwammstotzen beim ehemaligen Bahnwärterhaus (Südwestdeutschland, Obere Donau).

Stratum typicum: Bimammatum-Zone, Bimammatum-Subzone, *bimammatum*-Horizont.

Derivatio nominis: zum 200. Geburtstag von FRIEDRICH VON ALBERTI (1795–1878), aus dessen Sammlung eines der vorliegenden Stücke stammt.

Material: Holotypus (Coll. REBHOLZ), Paratypus 1 von Bärenthal (Coll. VON ALBERTI, SMNS 566; Südwestdeutschland, Obere Donau), Paratypus 2 (Coll. SEYFRIED, SMNS 62566) aus der Sierra del Lugar NW Fortuna, subbetischer Jura von Südspanien (vgl. SEYFRIED 1978, Abb. 1), 1 fragmentarisches Stück aus Ostspanien (Coll. BAUMGÄRTNER, SMNS 62563), ca. 1,5 km S Jabaloyas, Prov. Teruel.

Diagnose. – Art der Gattung *Amoebopeltoceras* mit relativ weitständiger Berippung und nur schwach ausgeprägter marginaler Knotenreihe. *Amoebopeltoceras albertii* unterscheidet sich von *A. suevicum* durch eine weiterständige Berippung und weniger beständig ausgebildete ventromarginale Knoten.

Beschreibung. – *A. albertii* besitzt einen quadratischen bis leicht breitrechteckigen Windungsquerschnitt. Die auf der Externseite unterbrochenen Rippen verlaufen vor allem auf den Innenwindungen streng radiat und sind in zitzenartige Knoten verlängert. Der Kiel ist glatt und nicht crenulat wie bei Amoeboceraten. Die Knotenreihe im äußeren Flankendrittel ist schwach und unstetig ausgebildet. Die Suturlinie ist lediglich beim Holotypus besser erhalten und in Abb. 9 dargestellt. Die ontogenetische Suturentwicklung kann nicht untersucht werden, da sonst der Holotypus zerstört werden müßte. Alle vorliegenden Stücke haben bereits eine Wohnkammer; bei keinem ist hingegen die Mündung erhalten. Beim Paratypus 1 sind die beiden letzten Suturen gedrängt, so daß das Exemplar fast vollständig sein dürfte.

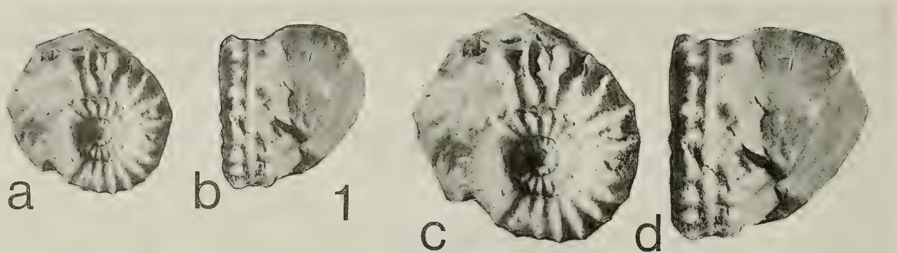
Maße:
SMNS 62564: D = 14 mm, Wh = 4,5 mm, Nw = 5,8 mm, Wb = 5 mm; Z/2 = 11.
SMNS 566: D = 21 mm, Wh = 7 mm, Nw = 7,5 mm, Wb = 5,8 mm (stark kompaktiert), Z/2 = 15.
SMNS 62566: D = 22 mm, Wh = 7,5 mm, Nw = 9 mm, Wb ca. 7 mm, Z/2 = 13.
SMNS 62563: D = ca. 14 mm, Wh = 4 mm, Nw = ca. 5,5 mm, Wb = 6,5 mm, Z/2 = ca. 12–13.

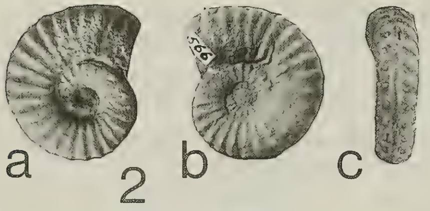
Amoebopeltoceras suevicum (FISCHER)

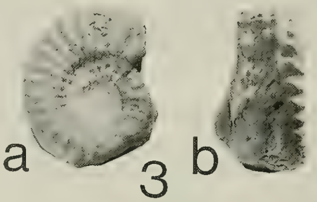
* 1913 *Waagenia suevica* n. sp. – FISCHER, S. 58, Taf. 5, Fig. 26.
1959 *Waagenia suevica* FISCHER 1913. – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 23.
1961 *Hybonoticeras suevicum* (FISCHER). – GEYER, S. 104.
1994 *Hybonoticeras suevicum* (FISCHER, 1913). – SCHLEGELMILCH, S. 132, Taf. 73, Fig. 7.

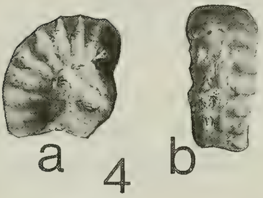
Holotypus: Orig. zu FISCHER 1913, Taf. 5, Fig. 26.

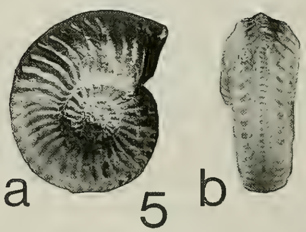
Locus typicus: Äcker in der Umgebung des Michelfelder Hofs bei Hossingen (Südwestdeutschland, Lochengebiet).

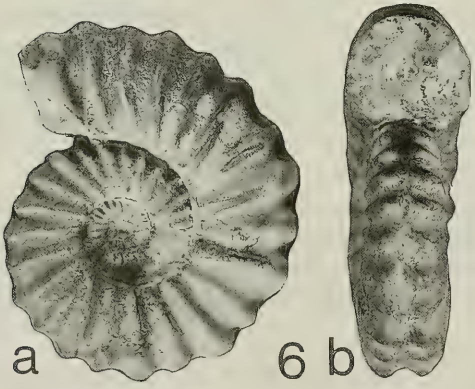


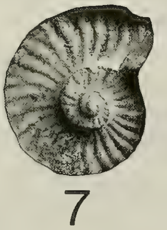












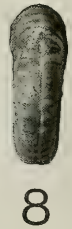


Abb. 1. *Amoebopeltoceras albertii* n. sp., Holotypus, Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Bimammatum-Subzone, *bimammatum*-Horizont, Mühlheim/Donau, „Bahnwärterhaus", Coll. REBHOLZ (SMNS Inv.-Nr. 62564). — a: Seitenansicht, x 1; b: Ventralansicht, x 1; c: Seitenansicht, x 2; d: Ventralansicht, x 2.

Abb. 2. *Amoebopeltoceras albertii* n. sp., Paratypus 1, Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, vermutlich *bimammatum*-Horizont, Bärenthal, Coll. VON ALBERTI (SMNS Inv.-Nr. 566). — a, b: Seitenansichten, x 1; c: Ventralansicht, x 1.

Abb. 3. *Amoebopeltoceras albertii* n. sp., Paratypus 2, Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Sierra del Lugar, 7 km NNW Fortuna, vgl. SEYFRIED 1978, Profil C2; Coll. SEYFRIED (SMNS Inv.-Nr. 62566). — a: Seitenansicht, x 1; b: Ventralansicht, x 1.

Abb. 4. *Amoebopeltoceras albertii* n. sp., Ober-Oxfordium, ?Bimammatum-Zone, S „Covral de Montero", Barranco de la Hoz bei Jabaloyas, Prov. Teruel, Ostspanien, Coll.

Stratum typicum: exaktes Fundniveau unbekannt, im fraglichen Gebiet stehen ausschließlich mehr oder weniger verschwammte Gesteine tieferer Abschnitte des Weißen Jura gamma (Unter-Kimmeridgium) an.

Material: Holotypus, in Tübingen (GPIT) trotz intensiver Suche nicht auffindbar.

Beschreibung. – Vgl. FISCHER 1913; entgegen der Vermutung von FISCHER ist auf der Externseite statt einer Furche ein medianer Kiel zu erwarten. *Amoebopeltoceras suevicum* unterscheidet sich von *A. albertii* durch die wesentlich dichtere und steifere Berippung, wobei ventrolaterale und marginale Knoten bis in das Adultstadium ausgebildet werden.

Maße (nach Abb. in FISCHER 1913): D = 24 mm, Wh = ca. 9 mm, Nw = 8 mm, Z/2 = 21.

3. Eine weitere Art von *Amoebopeltoceras* aus dem schwäbischen Oberjura?

In seiner Monographie über die Ammoniten des Schwäbischen Jura bildete QUENSTEDT (1887/88, Taf. 94, Fig. 50) einen Ammoniten ab, den er zusammen mit Aspidoceraten (*Paraspidoceras corona* [Qu.]) von der berühmten Fundstelle in den verschwammten Impressamergeln des „Lochengründle“ bei Balingen aus der Sammlung des Verlegers KOCH bekommen haben wollte. Merkwürdigerweise erwähnt er mit keiner Silbe, daß das betreffende Stück im Gegensatz zu seinen Vergleichsstücken einen deutlichen Kiel besitzt. ZIEGLER (1973: 31) vermutete aufgrund der Abbildung, daß hier ein Irrtum QUENSTEDTS vorliege, und daß das betreffende Stück die Innenwindung eines *Coroniceras* aus dem Lias darstelle. Eine Überprüfung des Stückes bestätigt diese Vermutung, denn die Fazies des Gesteins läßt einen hell verwitternden, frisch aber blaugrauen, spätigen Arietenkalk erkennen. Im Gegensatz zu *Amoebopeltoceras* sind die Rippen auf der Ventralseite kräftig nach vorne gebogen, und der Kiel ist von flachen Seitenfurchen begleitet, was beim QUENSTEDT'schen Stück auf der äußeren Windung freilich durch dessen starke Korrosion nicht mehr zu erkennen ist.

BAUMGÄRTNER (SMNS Inv.-Nr. 62563). – a: Seitenansicht, x 2; b: Ventralansicht, x 2.

Abb. 5. *Amoeboceras* (*Amoebites*) *bauhini* (OPPEL), Ober-Oxfordium (entspricht ältestem Kimmeridgium der subborealen Gliederung!), Bimammatum-Zone, Hauffianum-Subzone, *bauhini*-Horizont, Mühlheim/Donau, „Scheibenhalde“, Coll. REBHOLZ (SMNS Inv.-Nr. 26939/1). – a: Seitenansicht, x 1; b: Ventralansicht, x 1.

Abb. 6. *Epipeltoceras bimammatum* (QUENSTEDT), Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Bimammatum-Subzone, *bimammatum*-Horizont, Mühlheim/Donau, „Bahnwärterhaus“, Coll. REBHOLZ (SMNS Inv.-Nr. 21243). – a: Seitenansicht, x 1; b: Ventralansicht, x 1.

Abb. 7. *Epipeltoceras semimammatum* (QUENSTEDT), verschwammter Weißjura alpha, Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Hypselum-Subzone, *semimammatum*-Horizont, Möhringen/Donau, Coll. REBHOLZ (SMNS Inv.-Nr. 62565/1). – Seitenansicht, x 1.

Abb. 8. *Epipeltoceras semimammatum* (QUENSTEDT), verschwammter Weißjura alpha, Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Hypselum-Subzone, *semimammatum*-Horizont, Möhringen/Donau, Coll. REBHOLZ (SMNS Inv.-Nr. 62565/2). – Ventralansicht, x 1.

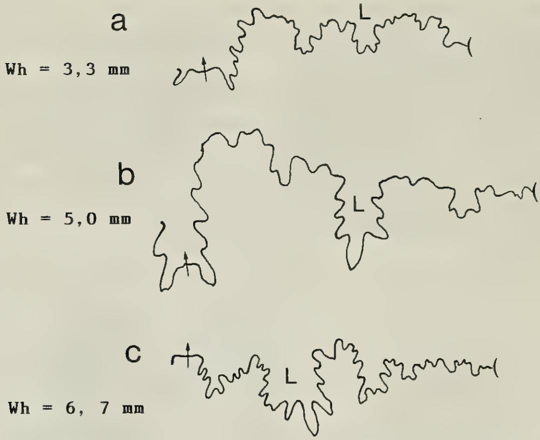


Abb. 9. Vergleich der Suturlinien von a) *Amoebopeltoceras albertii* n. sp. (Holotypus), b) *Epipeltoceras semimammatum* (Quenstedt) (SMNS 62565/2) und c) *Amoeboceras praebauhini* (Salfeld) (SMNS 23276). Vergr.: a u. b x 12, c x 6.

4. Zur Herkunft und systematischen Stellung von *Amoebopeltoceras*

Eine gewisse skulpturelle Ähnlichkeit besteht sicherlich zwischen *Amoebopeltoceras* und bestimmten Vertretern der Gattung *Amoeboceras*, die bisweilen als Untergattung *Amoebites* Spath abgetrennt werden. In dieser Gruppe ist der Kiel jedoch stets deutlich crenulat (vgl. Mesezhnikov & Romm 1974). Eine der ältesten Arten dieser Gruppe, die in der obersten Hauffianum-Subzone auftretende Art *Amoeboceras (Amoebites) bauhini* (Oppel), ist auch in der Ausbildung der Flankenskulptur nicht mit *Amoebopeltoceras* zu verwechseln (vgl. Abb. 5). Erst in der Cymodoce-Zone Nord- und Nordwesteuropas treten Amoebiten mit einer vergleichbar starren Berippung auf, so beispielsweise bei dem von Salfeld (1915, Taf. 20, Fig. 14) als *Cardioceras pingue* bezeichneten Stück, das später von Spath (1935: 31) als *Amoeboceras (Amoebites) salfeldi* abgetrennt wurde. In der Regel tritt die einfache, starre Berippung ohne Aufspaltungen auf den inneren Umgängen noch nicht auf, und die Stacheln sind auch nicht in Verlängerung der Rippen ausgerichtet, sondern stehen seitlich ab (vgl. *Amoeboceras (Amoebites) subkitchini* in: Birkelund & Callomon 1985, Taf. 2–3).

Das Skulpturmerkmal einfacher, ungespaltener Rippen tritt weiterhin im Ober-Oxfordium bei der mikroconchen Gattung *Epipeltoceras* auf, deren früheste Vertreter, wie *Epipeltoceras semimammatum* (Qu.) (Abb. 7–8), von der Seite betrachtet kaum von *Amoebopeltoceras* zu unterscheiden sind, allerdings scheinen die Rippen bei *Amoebopeltoceras* etwas schärfer ausgebildet zu sein. Beim Vergleich von *A. albertii* mit der gleichzeitig auftretenden Art *Epipeltoceras bimammatum* (Abb. 6) wird ersichtlich, daß mit Sicherheit auch keine pathologische Bildung einzelner Individuen vorliegt, sondern eine durchaus selbständige Gruppe. Bei Schalenverletzungen kommt es sogar eher vor, daß die Ausbildung eines Kiels verlorengeht (Hölder 1956: 99). Da sich *A. albertii*, bis auf den Besitz des Kiels und einen breiteren Windungsquerschnitt, noch recht eng an *Epipeltoceras semimammatum* (Qu.) aus der basalen Bimammatum-Zone anschließt, wird angenommen, daß beide Gattungen eine gemeinsame Wurzel besitzen. Dafür spricht insbesondere auch, daß die Suturlinien beider Arten einander recht ähnlich sind, während die Sutur des gleichaltrigen *Amoeboceras praebauhini* (SALFELD) einen wesentlich weiter auf der Ventralseite gelegenen Laterallobus und einen völlig anders gestalteten Externlobus aufweist (Abb. 9).

Morphologisch besonders nahestehend sind weiterhin mikroconche Ammoniten aus dem kondensierten Oxfordium von Westsizilien, die CHRIST (1960, Taf. 7, Fig. 4–5) unter der Bezeichnung „*Epipeltoceras berrense* (FAVRE)" abbildete. Diese Stücke weisen vor allem auf den inneren Windungen bereits eine zusätzliche Knotenreihe auf der äußeren Flanke auf, und die Ventralseite ist nicht eingesenkt, sondern gegenüber den ventrolateralen, zitzenartigen Knoten leicht erhaben, ohne daß es jedoch bereits zur Differenzierung eines Kiels kommt. Der Lectotypus von *E. berrense* (FAVRE) besitzt im Gegensatz zu diesen Stücken keine zusätzlichen Knoten auf der Flanke, und die Ventralseite ist, ebenso wie bei allen anderen Arten von *Epipeltoceras*, eingesenkt (vgl. SCHMIDT-KALER 1962). Die sizilianischen Stücke können wohl als unmittelbare Vorläufer von *Amoebopeltoceras albertii* betrachtet werden.

Die Ausbildung eines Kiels im Verwandtschaftskreis der Epipeltoceratinae ist äußerst ungewöhnlich. Deutlich wird dies vor allem dann, wenn man die Makroconchen zur Gattung *Epipeltoceras* mit in die Betrachtung einbezieht. Beim Studium horizontiert aufgesammelter Ammonitenfaunen wird nämlich deutlich, daß die Aspidoceraten aus der Gruppe um die Gattung *Clambites* (*Ammonites clambus* OPPEL, *Ammonites schwabi* OPPEL) die seither vergeblich gesuchten Makroconchen zu *Epipeltoceras* darstellen. Ihre Skulptur stimmt auf den inneren Windungen oder beim Vorliegen juveniler Exemplare völlig überein, so daß man bis zu einem bestimmten Größenstadium nicht sicher entscheiden kann, ob der betreffende Ammonit zu *Epipeltoceras* oder zu *Clambites* zu stellen ist. Wegen dieser Beobachtung können die Epipeltoceratinae nicht mehr, wie es bei DONOVAN et al. (1981) praktiziert wurde, zu den Perisphinctidae gestellt werden, sondern gehören eindeutig zu den Aspidoceratidae. Weder bei Aspidoceraten noch bei Perisphincten ist aber bisher eine Gattung bekannt geworden, die sich durch einen medianen Kiel auszeichnen würde. Die makroconchen Partner von *Amoebopeltoceras* konnten bislang noch nicht identifiziert werden.

Die wenigen bisher aus Südwestdeutschland und Spanien vorliegenden Stücke von *Amoebopeltoceras* scheinen auf eine mediterrane bis submediterrane Verbreitung der Gattung hinzuweisen, wie es auch bei der Gattung *Epipeltoceras* selbst der Fall ist. Es ist bei der Seltenheit jedoch nicht auszuschließen, daß sich das Entwicklungszentrum von *Amoebopeltoceras* in einer anderen Juraregion befand, aus der uns bisher nur ungenügende Daten aus dem entsprechenden Zeitabschnitt vorliegen, wie etwa die indomadagassische Faunenprovinz.

5. Über den Fundhorizont von *Amoebopeltoceras albertii*

Der Holotypus von *Amoebopeltoceras albertii* wurde in verschwammten Schichten beim ehemaligen Bahnwärterhaus ENE Mühlheim/Donau, einer altbekannten Fundstelle für *Epipeltoceras bimammatum*, gefunden. Schon bei ENGEL (1911: 129) ist deswegen von einem „Bimammatumhorizont" die Rede. Die am „Bahnwärterhaus" auftretende Fauna stammt aus einem eng begrenzten, etwa 1 Meter mächtigen

Profilausschnitt und läßt sich in identischer Zusammensetzung auch an anderen Lokalitäten der Schwäbischen Alb nachweisen, weswegen im Sinne hochauflösender Stratigraphie mit Faunenhorizonten die Bezeichnung „*bimammatum*-Horizont" für das Niveau mit der entsprechenden Faunenassoziation verwendet werden kann (Abb. 10). Am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart liegen neben der umfangreichen Kollektion vom „Bahnwärterhaus" inzwischen Aufsammlungen vom „Sauserbrunnen" bei Laufen/Eyach (Coll. E. KAPITZKE, vgl. KOERNER 1963), von Bärenthal (Coll. K. EBEL & G. DIETL und – leider ohne Horizontierung – aus dem ehemaligen Lochensteinbruch (heute Tennisplatz hinter der Jugendherberge) vor. Folgende Taxa sind bisher im *bimammatum*-Horizont nachweisbar:

Epipeltoceras bimammatum (QUENSTEDT) [m] (Abb. 6), *Clambites schwabi* (OPPEL) [M], *Euaspidoceras* sp. [M], *Amoebopeltoceras albertii* n. sp. [m], *Taramelliceras costatum* (QUENSTEDT) [M], *Taramelliceras externnodosum* (DORN) [M], *Glochiceras* sp. [m] (*Ammonites falcula* in QUENSTEDT 1887/88, Taf. 92, Fig. 52, non Fig. 51), *Trimarginites trimarginatus* (OPPEL) [M], *Trimarginites* aff. *stenorhynchus* (OPPEL) [m], *Ochetoceras semifalcatum* (OPPEL) [M], *Praeataxioceras virgulatum* (QUENSTEDT) [m+M], *Geyssantia geyssanti* MELÉNDEZ [?m], *Prorasenia bathyschista* KOERNER [m], *Amoeboceras praebauhini* (SALFELD) [m], *Amoeboceras rosenkrantzi* SPATH [M], *Ringsteadia flexuoides* (QUENSTEDT) [M], *Sowerbyceras tortisulcatum* (D'ORBIGNY) [?].

Die recht hohe Diversität beruht auf einer Einwanderung subborealer/borealer Faunenelemente (*Amoeboceras, Ringsteadia*), wodurch der sonst vorherrschende submediterrane Artbestand (z. B. *Praeataxioceras, Taramelliceras, Ochetoceras*) ergänzt wird. Dies kann aber nicht einfach durch nördliche Meeresströmungen oder niedrigere Wassertemperaturen erklärt werden, da gleichzeitig auch die hochmediterrane Gattung *Sowerbyceras* auftritt. Sie besitzt innerhalb des schwäbischen Oberjuras im *bimammatum*-Horizont ihre Hauptverbreitung und markiert somit eine Zeit starken Faunenaustauschs, der möglicherweise durch einen Meeresspiegelhochstand begünstigt wurde. Die bisher nur aus dem Jura von Ostspanien beschriebene Gattung *Geyssantia* wurde nun erstmals auch im Schwäbischen Jura entdeckt.

Hinsichtlich der stratigraphischen Einstufung des *bimammatum*-Horizonts ergibt sich Klarheit aus dem Sauserbrunnen-Profil bei Laufen/Eyach. Dort ist der *bimammatum*-Horizont in der ammonitenreichen Lage „A" (KOERNER 1963, Abb. 73) im oberen Weißjura α enthalten. Diese Bank wurde von KOERNER mit einer ebenfalls fossilreichen Bank im Profil des Hundsrückens bei Balingen korreliert. Die Fauna der dortigen Bank mit der Bezeichnung „A" ist jedoch in ihrem Artbestand wesentlich abweichend und erweist sich als jünger als jene vom Sauserbrunnen. Es hat sich außerdem gezeigt, daß mit der Bank „A" des Hundsrücken-Profils der Weiße Jura β, die Formation der Wohlgeschichteten Kalke QUENSTEDTS beginnt. Das Hundsrükken-Profil befindet sich nämlich in unmittelbarer Nachbarschaft der „Pfaffenhalde", die von QUENSTEDT (1856: 591) als typisch für die Formation der Wohlgeschichteten Kalke, und insbesondere für deren Untergrenze, angegeben wird, so daß man diese Region als Typusgebiet der Wohlgeschichteten Kalke ansehen darf. Es muß darauf hingewiesen werden, daß QUENSTEDT im Hundsrücken-Profil eine andere Fukoidenlage zur Abgrenzung des Weißjura α vom Weißjura β benützte, als dies später KOERNER (1963) tat. QUENSTEDT (1887/88: 898) war sich auch der Schwierigkeiten der Grenzziehung im Umfeld verschwammter Fazies durchaus bewußt und rechnete – abweichend im Vergleich zu KOERNER und zu seinem eigenen Typusprofil am Hundsrücken – aufgrund der stark kalkigen Fazies und dem Vorhandensein von mehr als nur einer Fukoidenlage die Schichten mit dem *bimammatum*-Horizont im Sauserbrunnen-Profil zu seinem Weißjura β.

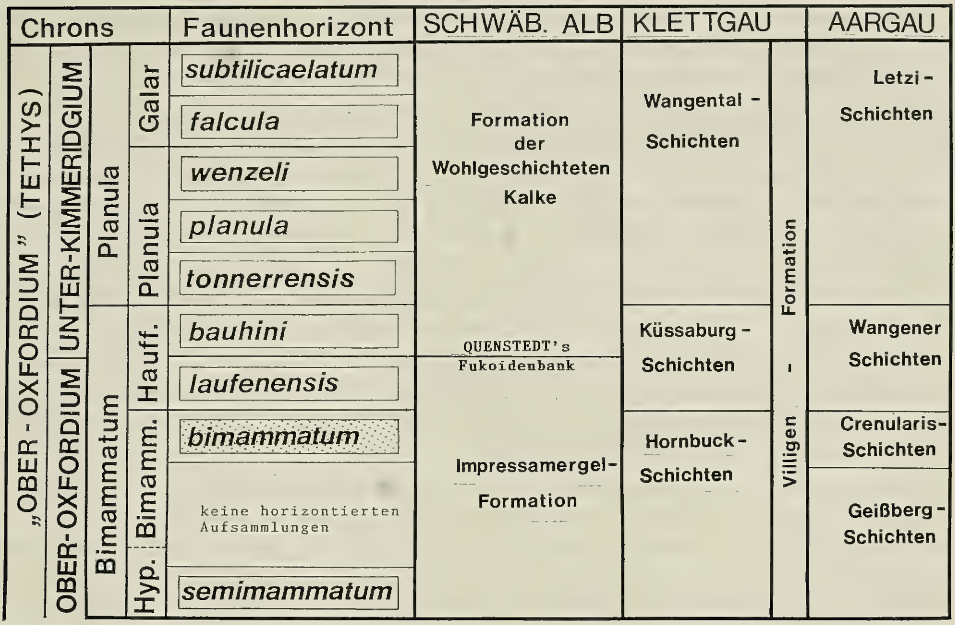

Chrons
Faunenhorizont
SCHWÄB. ALB
KLETTGAU
AARGAU
„OBER-OXFORDIUM" (TETHYS)
UNTER-KIMMERIDGIUM
OBER-OXFORDIUM
Planula
Bimammatum
Galar
Planula
Hauff.
Bimamm.
Hyp.
subtilicaelatum
falcula
wenzeli
planula
tonnerrensis
bauhini
laufenensis
bimammatum
keine horizontierten Aufsammlungen
semimammatum
Formation der Wohlgeschichteten Kalke
QUENSTEDT's Fukoidenbank
Impressamergel-Formation
Wangental-Schichten
Küssaburg-Schichten
Hornbuck-Schichten
Villigen-Formation
Letzi-Schichten
Wangener Schichten
Crenularis-Schichten
Geißberg-Schichten

Abb. 10. Die biostratigraphische Stellung des *bimammatum*-Horizonts im Ober-Oxfordium Südwestdeutschlands und der angrenzenden Schweiz (nach DIETERICH 1940, GYGI 1969, 1991 und SCHWEIGERT 1995, im Druck). Die Oxfordium-Kimmeridgium-Grenze ist auf die subboreale Juragliederung bezogen!

Es zeigt sich also, daß eine lithostratigraphische Bank-für-Bank-Korrelation, wie sie KOERNER anstrebte, schon aus dem Grund scheitern mußte, daß nicht einmal über die Untergrenze Einigkeit bestand. Das Profil beim Bahnwärterhaus Mühlheim wurde bisher gleichfalls in Analogie zu den Verhältnissen am Sauserbrunnen als verschwammtes „Beta" angesehen, da der Karbonatgehalt und auch eine eigentümlich gelbliche Gesteinsfarbe faziell bereits stark an die Wohlgeschichteten Kalke erinnern.

Diese erst jetzt mit Hilfe der Faunenhorizont-Stratigraphie faßbar gewordenen Unterschiede in der Grenzziehung zwischen der verschwammten und der gebankten Fazies hatten eine große Unsicherheit bezüglich des stratigraphischen Auftretens vieler Ammonitenarten zur Folge, zumal eine ganze Anzahl Arten aus diesem Bereich ursprünglich im Hangschutt aufgelesen worden war und der exakte Fundhorizont unbekannt blieb. Auch das scheinbar gemeinsame Vorkommen von *Subnebrodites planula*, *Epipeltoceras bimammatum* und Ammoniten der Gattung *Ringsteadia* (vgl. DIETERICH 1940), das aber nie im Feld beobachtet wurde, beruht auf dieser gleichen lithostratigraphischen Ansprache deutlich altersverschiedener Schichten, also der falschen Korrelation der Bimammatum-Bänke des Weißen Jura α mit tiefen Abschnitten des Weißjura β. Bereits DIETERICH (1940: 12) erkannte diese Widersprüche. Erst das Studium übereinanderfolgender Faunenhorizonte kann hier Klarheit verschaffen. In Abb. 10 wird eine vorläufige Übersicht über den bisher erarbeiteten Kenntnisstand vorgestellt.

Im überregionalen Vergleich tritt die Fauna des *bimammatum*-Horizonts im Jura des Randen und des Klettgaus in den Hornbuck-Schichten, im angrenzenden Aargauer Jura in den Crenularis-Schichten auf (vgl. GYGI 1969: 98, 1919: 8–9). Auch in

Südostfrankreich, vor allem im eingehend untersuchten Profil von Trept/Isère, ist der *bimammatum*-Horizont gut ausgeprägt (ENAY 1962, Tab. 1). Die subboreale Ammonitengruppe der Amoeboceraten scheint dort im entsprechenden Niveau nicht mehr vorzukommen. Wie im Schwäbischen Jura ist aber auch dort eine plötzlich zunehmende Diversität und die Einwanderung von *Sowerbyceras* erkennbar.

In Zentralpolen lassen sich ebenfalls viele Elemente des süddeutschen *bimammatum*-Horizonts erkennen, doch ist die Indexart sehr selten, während die Amoeboceraten und Ringsteadien einen höheren Anteil an der Gesamtfauna besitzen (WIERZBOWSKI 1970, 1978). Der dortige „*planula-costatum*-Horizont" korreliert offensichtlich zum überwiegenden Teil mit dem *bimammatum*-Horizont. Dafür spricht außer dem Auftreten von *Taramelliceras costatum* zusammen mit *Praeataxioceras virgulatum* (= *Orthosphinctes laufenensis* in WIERZBOWSKI 1978, Taf. 10, Fig. 2) insbesondere der Entwicklungsgrad und die Variationsbreite der Amoeboceraten (vgl. MATYJA & WIERZBOWSKI 1988), die sich in völlig identischer Weise auch in Süddeutschland nachweisen lassen. Der „*planula-costatum*-Horizont" mit seinen Amoeboceraten spielt eine wichtige Rolle bei der aktuellen Diskussion um eine mögliche Korrelation der Oxfordium/Kimmeridgium-Grenze zwischen der borealen/subborealen und der mediterranen Faunenprovinz (SYKES & CALLOMON 1979; BIRKELUND & CALLOMON 1985; MATYJA & WIERZBOWSKI 1988; WIERZBOWSKI & ÅRHUS 1991; ATROPS et al. 1993; WIERZBOWSKI & SMELROR 1993). Die Gattung *Subnebrodites* setzt in allen untersuchten Profilen der Schwäbischen Alb erst über dem *bimammatum*-Horizont ein („*tonnerrense*-Horizont" mit *Subnebrodites tonnerrense* [LORIOL] = *Idoceras proteron* [NITZOPOULOS]), wobei ein, in manchen Fällen sogar noch zwei weitere charakteristische Faunenhorizonte zwischengeschaltet sind, welche die Hauffianum-Subzone repräsentieren (in Abb. 10 als „*laufenensis*"- und „*bauhini*-Horizont" bezeichnet). Mit dem „*bauhini*-Horizont" korreliert die Basis des Kimmeridgiums im subborealen Sinn (vgl. SCHWEIGERT 1995). Es ist daher wohl anzunehmen, daß der „*planula-costatum*"-Horizont Polens in seiner gegenwärtigen Abgrenzung eine erheblich größere Zeitdauer umfaßt, als der *bimammatum*-Horizont Südwestdeutschlands. Eine Neuuntersuchung der Verhältnisse in Polen unter Zugrundelegung der vorläufigen Ergebnisse aus dem süddeutschen Jura ist im Gange (Dr. A. WIERZBOWSKI, Universität Warschau).

6. Literatur

ATROPS, F., GYGI, R., MATYJA, B.A. & WIERZBOWSKI, A. (1993): The *Amoeboceras* faunas of the Middle Oxfordian–lowermost Kimmeridgian, Submediterranean succession, and their correlation value. – Acta geol. Polonica, **43**: 213–227, 2 Taf., 3 Abb.; Warszawa.

BERCKHEMER, F. & HÖLDER, H. (1959): Ammoniten aus dem Oberen Weißen Jura Süddeutschlands. – Beih. geol. Jb., **35**: 1–135, 27 Taf., 89 Abb.; Hannover.

BIRKELUND, T. & CALLOMON, J.H. (1985): The Kimmeridgian ammonite faunas of Milne Land, central East Greenland. – Grønl. geol. Unders., Bull., **153**: 1–56, 23 Taf., 7 Abb.; København.

CHRIST, H.A. (1960): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Malm in Westsizilien. – Schweiz. paläont. Abh., **77/3**: 1–141, 9 Taf., 14 Abb.; Basel.

DIETERICH, E. (1940): Stratigraphie und Ammonitenfauna des Weißen Jura β in Württemberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **96**: 1–40, 2 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

DONOVAN, D.T., CALLOMON, J.H. & HOWARTH, M.K. (1981): Classification of Jurassic Ammonitina. – *In*: HOUSE, M.R. & SENIOR, J.R.: The Ammonoidea. – Systematic Association, spec. Vol., **18**: 101–155, 5 Abb.; London & New York (Academic Press).

Enay, R. (1962): Contribution à l' étude paléontologique de l' Oxfordien supérieur de Trept. – Trav. Lab. géol. Lyon, n. S., **8**: 7–81, 4 Taf.; Lyon.

Engel, T. (1911): Geologischer Exkursionsführer durch Württemberg. III+182 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Fischer, E. (1913): Über einige neue oder in Schwaben bisher unbekannte Versteinerungen des Braunen und Weißen Jura. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **69**: 31–59, 1 Taf.; Stuttgart.

Geyer, O.F. (1961): Beiträge zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Weißen Jura γ (Unteres Unterkimmeridgium) in Württemberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **116**: 84–113, 3 Abb., 5 Tab.; Stuttgart.

Gygi, R. (1969): Zur Stratigraphie der Oxford-Stufe (oberes Jura-System) der Nordschweiz und des süddeutschen Grenzgebiets. – Beitr. geol. Kt. Schweiz, N.F., **136**: 1–123, 13 Taf., 11 Abb., 9 Tab., 6 Beil.; Bern.

– (1991): Die vertikale Verbreitung der Ammonitengattungen *Glochiceras*, *Creniceras* und *Bukowskites* im Späten Jura der Nordschweiz und im angrenzenden Süddeutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **179**: 1–41, 8 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

Hölder, H. (1956): Über Anomalien an jurassischen Ammoniten. – Paläont. Z., **30**: 95–107, 9 Abb.; Stuttgart.

Koerner, U. (1963): Beiträge zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Weißjura α/β-Grenze (Oberoxford) auf der westlichen Schwäbischen Alb. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **6**: 337–394, 11 Taf., 35 Abb.; Freiburg i. Br.

Matyja, B.A. & Wierzbowski, A. (1988): The two *Amoeboceras* invasions in Submediterranean Late Oxfordian of Central Poland. – *In*: Rocha, R.B. & Soares, A.F. (Hrsg.): 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, **1**: 421–432, 2 Taf., 2 Abb.; Lisboa.

Mesezhnikov, M.S. & Romm, G.M. (1973): On the taxonomy of subgenus *Amoebites* (Cardioceratidae). – Paleont. Zhurnal, **1973/3**: 35–46, 2 Taf., 3 Abb., 2 Tab.; Moskva. – [Russisch]

Oppel, A. (1862): III. Über jurassische Cephalopoden. – Palaeont. Mitt., **1**: 127–262, 35 Taf.; Stuttgart.

Quenstedt, F.A. (1887–1888): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura, **3**. Der Weiße Jura, 817–1140, 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Salfeld, H. (1915): Monographie der Gattung *Cardioceras* Neumayr et Uhlig. Teil I. Die Cardioceraten des Oberen Oxford und Kimmeridge. – Z. Deutsch. geol. Ges., **67**: 149–204, 5 Taf., 7 Abb.; Berlin.

Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. VII+297 S., 73 Taf.; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

Schmidt-Kaler, H. (1962): Stratigraphische und tektonische Untersuchungen im Malm des nordöstlichen Ries-Rahmen. Nebst Parallelisierung des Malm Alpha bis Delta der Südlichen Frankenalb über das Riesgebiet mit der schwäbischen Ostalb. – Erlanger geol. Abh., **44**: 1–51, 5 Taf., 16 Abb.; Erlangen.

Schweigert, G. (1995, im Druck): Zum Auftreten der Ammonitenarten *Amoeboceras bauhini* (Oppel) und *Amoeboceras schulginae* Mesezhnikov im Oberjura der Schwäbischen Alb. – Jh. Ges. Naturkde. Württ., **151**, 2 Abb.; Stuttgart.

Seyfried, H. (1978): Der subbetische Jura von Murcia (Südost-Spanien). – Geol. Jb., B, **29**: 3–201, 8 Taf., 36 Abb.; Hannover.

Spath, L.F. (1935): The Upper Jurassic invertebrate faunas of Cape Leslie, Milne Land. I. Oxfordian and Lower Kimmeridgian. – Medd. Grønl., **99**: 1–82, 15 Taf.; København.

Sykes, R.M. & Callomon, J.H. (1979): The *Amoeboceras* zonation of the Boreal Upper Oxfordian. – Palaeontology, **22**: 839–903, 20 Taf., 4 Abb.; London.

Wierzbowski, A. (1970): Some Upper Jurassic ammonites of the genus *Ringsteadia* Salfeld, 1913, from Central Poland. – Acta geol. Polonica, **16**: 127–200, 6 Taf., 2 Abb., 4 Tab.; Warszawa.

– (1978): Ammonites and stratigraphy of the Upper Oxfordian of the Wielun Upland, Central Poland. – Acta geol. Polonica, **28**: 299–333, 10 Taf., 7 Abb., 3 Tab.; Warszawa.

Wierzbowski, A. & Århus, N. (1991): Ammonite and dinoflagellate cyst succession of an

Upper Oxfordian–Kimmeridgian black shale from the Nordkapp Basin, southern Barents Sea. – Newsl. Stratigr., **22**: 7–19, 6 Abb.; Berlin & Stuttgart.

Wierzbowski, A. & Smelror, M. (1993): Ammonite succession in the Kimmeridgian of southwestern Barents Sea, and the *Amoeboceras* zonation of the Boreal Kimmeridgian. – Acta geol. Polonica, **43**: 229–249, 2 Taf., 6 Abb.; Warszawa.

Ziegler, B. (1973): Weißer Jura. – *In*: Quenstedt, F.A.: Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Revision der Gattungs- und Untergattungsnamen, 28–42; Stuttgart (Schweizerbart).

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Geol. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D–70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

37
1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 228	53 S., 9 Taf., 4 Abb., 6 Tab.	Stuttgart, 31. 7. 1995

SMITHSONIAN
OCT 27 1995
LIBRARIES

Professor Dr. Heinz Tobien in memoriam

Die untermiozänen Kleinsäugerfaunen aus den Süßwasserkalken von Engelswies und Schellenfeld bei Sigmaringen (Baden-Württemberg)

The Lower Miocene micromammal faunas from the Freshwater Tufas of Engelswies and Schellenfeld near Sigmaringen (Baden-Württemberg)

Von Reinhard Ziegler, Stuttgart

Mit 9 Tafeln, 4 Abbildungen und 6 Tabellen

Abstract

The micromammal faunas from the freshwater tufas of Engelswies (nearly 100 isolated teeth) and Schellenfeld (ca. 300 isolated teeth) are presented. All faunas are dominated by rodents, and in all units the hamsters represent more than half of the micromammal fauna. In Schellenfeld 2 the high portion of squirrels is striking, whereas the dormice are unusually numerous in Schellenfeld 4. Due to the occurrence of *Megacricetodon bavaricus* and the evolutionary level of *Democricetodon mutilus* the faunas belong to the upper Orleanian, lower part of mammal unit MN 5, corresponding to the Karpatian.

Zusammenfassung

Die Kleinsäugerfaunen aus den Süßwasserkalken von Engelswies (knapp 100 isolierte Zähne) und Schellenfeld (ca. 300 isolierte Zähne) werden vorgestellt. Bei allen Faunen fällt die Dominanz der Nagetiere auf. Allein die Hamster stellen in allen Einheiten jeweils mehr als die Hälfte der gesamten Nagerfaunen. Schellenfeld 2 besticht durch den hohen Anteil an Hörnchen, wogegen in Schellenfeld 4 die Schläfer ungewöhnlich zahlreich vertreten sind. Das Vorkommen von *Megacricetodon bavaricus* und die Entwicklungshöhe von *Democricetodon mutilus* gestatten die Einstufung der Faunen in das obere Orleanium, den unteren Teil von MN 5, das dem Karpatium entspricht.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Systematischer Teil 4
    Insectivora Bowdich 1821 4
        Erinaceidae Bonaparte 1838 4

Dimylidae SCHLOSSER 1887 5
Soricidae GRAY 1821 6
Rodentia BOWDICH 1821 6
Sciuridae GRAY 1821 6
Gliridae THOMAS 1897 9
Eomyidae DEPERET & DOUXAMI 1902 15
Cricetidae ROCHEBRUNE 1883 16
Lagomorpha BRANDT 1855 28
Ochotonidae THOMAS 1897 28
3. Diskussion und Ergebnisse 29
Vergleich der Kleinsäugerfaunen von Engelswies und Schellenfeld 29
Das Alter der Faunen 29
4. Literatur 32

1. Einleitung

Die Fundstellen und bisherige Arbeiten. – Am Südrand der Schwäbischen Alb gibt es nahe Sigmaringen zwei isolierte Süßwasserkalkvorkommen: den Talsberg SW von Engelswies (Blatt 7920 Leibertingen, HAHN 1968) und das Schellenfeld, 2 km NE von Bingen (Blatt 7821 Veringenstadt, GOLWER 1978, siehe Abb. 1).

Am Talsberg wurde in mehreren Steinbrüchen Süßwasserkalk als Werkstein abgebaut. Der heute völlig verwachsene Steinbruch SCHERER ist als Naturdenkmal geschützt. Von paläontologischem Interesse war der Abbau des Süßwasserkalkes, weil dabei auch zahlreiche pflanzliche und tierische Fossilien anfielen. Schon im letzten Jahrhundert wurden Schneckenonkoide (= „Mumien") von QUENSTEDT (1885) publiziert. Bekannt wurden vor allem Säugetierfunde (KLÄHN 1922, 1924,

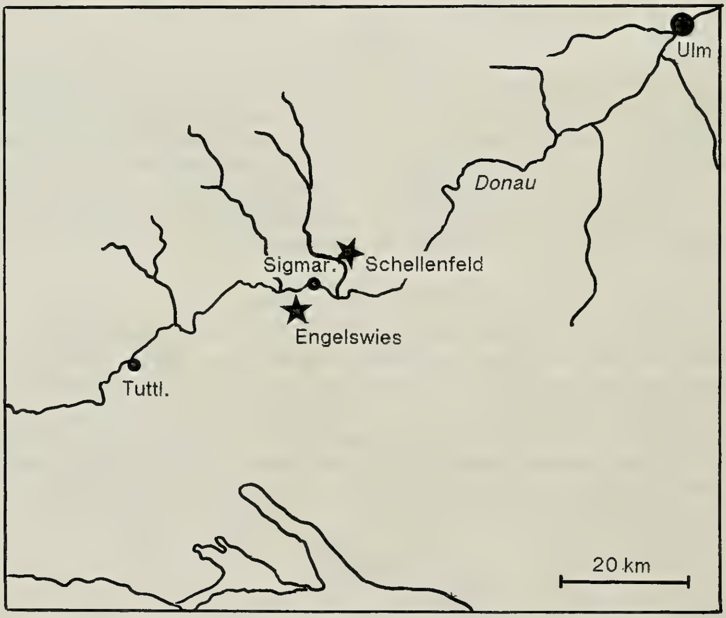


Abb. 1. Lageskizze der Süßwasserkalke vom Talsberg bei Engelswies und vom Schellenfeld bei Bingen.

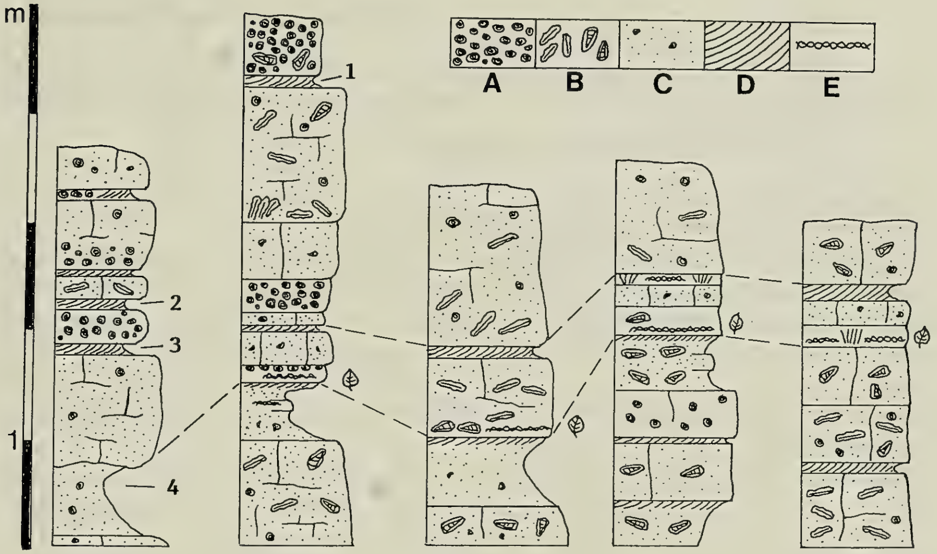


Abb. 2. Profile im Süßwasserkalk von Engelswies (von W nach E). A: Onkolithfazies, B: Onkoidische Krusten um Pflanzenstengel und *Brotia escheri*, C: Detritische Kalke, D: Seekreideartige Einschaltungen, E: Horizonte mit *Potamogeton* (Laichkraut). 1–4: Grabungshorizonte nach Tobien.
Profilaufnahme und -zeichnung: G. Schweigert 1992–1993.

1925, 1926; Abusch-Siewert 1983), Pflanzen und Krebse (Engel 1908, Fraas 1910, Pretzmann 1987). Rutte (1953) berichtete über die Mumien von Schnecken und Pflanzenresten, die Schneckenonkoide und über die Genese der Süßwasserkalke. Zuletzt legte Schweigert (1992) eine ausführliche Bearbeitung der Flora von Engelswies vor. Die Zusammensetzung der Flora indiziert ein subtropisches oder paratropisches Klima zu Beginn des Karpatiums.

Eine Grabung im Jahre 1973 unter Leitung von H. Tobien brachte neues Säugetiermaterial, darunter auch einen Zahn eines Dryopitheciden. In den von G. Schweigert aufgenommenen Profilen (Abb. 2) sind die vier Grabungshorizonte (Engelswies 1–4), aus denen die Neufunde gewonnen wurden, gekennzeichnet.

Unter ähnlichen Bedingungen und zur gleichen Zeit ist das etwa 200 m lange und max. 110 m breite Süßwasserkalkvorkommen vom Schellenfeld entstanden. Im Verbreitungsgebiet der lockeren Süßwasserkalke hat Golwer (1978: 45–46, Abb. 4) in einem Schurf folgende Schichten angetroffen:

–0,45 m	Schluff, dunkelbraun, stark humos, mit Brocken von Süßwasserkalksteinen, schwach kalkhaltig.
–0,95 m	Süßwasserkalkgrus, hellgraubraun, locker, mit mycelartigen, weißen Kalkausscheidungen, mit Süßwasserkalksteinbrocken, von 0,70–0,90 m unter Flur bis 1 cm große Bröckchen aus geschichteten und massigen Kalksteinen des Oberen Juras, mit Knochensplit und Zahnbruchstücken (umgelagerter Süßwasserkalk). 0,50–0,95 ist Säugerschicht Schellenfeld 2 nach Tobien.
–1,30 m	Süßwasserkalk, hellgelblichbraun, locker, mit ockergelben Partien, im mittleren Teil mit graubraunen, linsenartigen oder plattigen, bis 25 cm langen, zu Kalkstein verfestigten Partien, mit Knochenresten.
–1,70 m	Süßwasserkalk, hellbraun bis graubraun, undeutlich geschichtet, bituminös, mit viel Bruchschill und Resten von dünnschaligen Gastropoden, mit viel Knochensplit

und von 1,30–1,40 m unter Flur eine Lage mit bis 10 cm langen Knochenresten und dunkelbraunen Pflanzenresten.
0,95–1,85 ist Säugerschicht Schellenfeld 3 nach TOBIEN.
–1,90 m Süßwasserkalk, hellgelblichbraun, schwach bituminös, hart, vereinzelt Bruchschill, mit Knochenresten.
Säugerschicht Schellenfeld 4 nach TOBIEN.

Aus den 1973 dem Schurf entnommenen Süßwasserkalkproben (Schellenfeld 2–4) hat H. TOBIEN zahlreiche Kleinsäugerzähne gewonnen.

Ziel und Methoden. – Im vorliegenden Beitrag werden die Kleinsäuger vorgestellt mit dem Ziel, beide Faunen biostratigraphisch einzustufen. Um größere und damit aussagekräftigere Stichproben zu bekommen, werden die Horizonte Engelswies 1–4 und Schellenfeld 2–4 in den L-B-Diagrammen zusammengefaßt. Dies ist legitim, da zwischen den Ablagerungen der einzelnen Horizonte nur kurze, mit paläontologischen Mitteln nicht faßbare Zeit verstrichen ist. In den Materialnachweisen werden die Funde getrennt ausgewiesen.

Alle Maßangaben erfolgen in mm. Die Zähne wurden in Kauflächenansicht gemessen. In den L-B-Diagrammen wurde die Längen-Breitenvariation umfangreicherer Vergleichsstichproben kreuzförmig in den Mittelwerten angeordnet.

Ursprünglich war geplant, unter der Federführung von Prof. TOBIEN die Gesamtfauna mit mehreren Autoren in einem Band vorzustellen. Herr Prof. TOBIEN vertraute mir die Kleinsäuger zur Bearbeitung an. Durch seinen vorzeitigen Tod im März 1993 ist das Vorhaben in der zunächst beabsichtigten Form nicht mehr realisierbar. Dieser Beitrag sei dem Andenken an Prof. TOBIEN gewidmet.

Dank

Herrn G. SCHWEIGERT danke ich für die von ihm aufgenommenen Profile von Engelswies und für Erläuterungen zur Geologie der Fundstellen und zur genauen Herkunft der Funde. Frau S. LEIDENROTH fertigte die REM-Aufnahmen an. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. G. BLOOS für die kritische Durchsicht des Manuskripts und die redaktionelle Betreuung der Arbeit.

2. Systematischer Teil

Insectivora BOWDICH 1821
Erinaceidae BONAPARTE 1838

Gattung *Galerix* POMEL 1848

Galerix aff. *exilis* (BLAINVILLE 1839) und *Galerix symeonidisi* DOUKAS 1983

Taf. 1, Fig. 1

Material und Maße:

Engelswies 1 *Galerix* aff. *exilis*

Eng. 1/1	P_4 dext. 2,11x1,48
Eng. 1/2	M_2 dext. 2,32x1,58
Eng. 1/3	M_3 dext. 2,00x1,32

Schellenfeld 2 *Galerix* aff. *exilis*

Sch. 2/1	P_4 dext. ca. 2,0x1,3

Schellenfeld 3 *Galerix* sp.

Sch. 3/1 $M_{1/2}$-Talonid dext. B_h 1,30

Schellenfeld 4 *Galerix symeonidisi*
Sch. 4/1 P_3 sin. 1,60x0,95
Sch. 4/2 M_3-Trigonid dext. B_v 1,33
Sch. 4/3 M^2 sin. 2,05x2,01x2,54x2,40 (L_axL_ixB_vxB_h)
Sch. 4/4 M^2 sin. keine Maße

Um die hier in Frage kommenden *Galerix*-Arten sicher unterscheiden zu können, sind mehr Funde, Unterkiefer mit P_2 und P_3 sowie isolierte P^3 erforderlich. Bei Faunen, die diesen Anforderungen nicht genügen, bleibt die Bestimmung immer ungewiß. Als Vergleichspopulation für *Galerix exilis* in Süddeutschland gilt jene vom Steinberg im Nördlinger Ries (ZIEGLER 1983), für *Galerix symeonidisi* jene von Erkertshofen 1 (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986: 11).

Bei den beiden P_4 von Engelswies 1 und Schellenfeld 2 ist das Paraconid konisch, Paraconid und Metaconidknospe sind knapp halbhoch. Beide Exemplare sind etwas plumper als der typische *exilis*-P_4. Für die drei Zähne von Engelswies 1 und den P_4 von Schellenfeld 2 ist die Bestimmung *Galerix* aff. *exilis* vertretbar.

Das $M_{1/2}$-Bruchstück ist nur als *Galerix* sp. bestimmbar.

Der einzige brauchbare Igelzahn von Schellenfeld 4, der M^2, ist für *G. exilis* zu klein. *G. socialis* kann aufgrund des kurzen Metaconulus-Hinterarmes ausgeschlossen werden. Das Stück ist am ehesten auf *G. symeonidisi* zu beziehen.

Dimylidae SCHLOSSER 1887

Gattung *Plesiodimylus* GAILLARD 1897

Plesiodimylus chantrei GAILLARD 1897 seu *huerzeleri* MÜLLER 1967

Taf. 1, Fig. 2–3

Material und Maße:
Engelswies 1
Eng. 1/4 M_1 dext. 2,16x1,17
Eng. 1/5 M_2 sin. 2,44x1,20
Eng. 1/6 M^2 sin. 1,66x2,07
Eng. 1/7 $P^{?3}$ sin. 1,14x0,96

Schellenfeld 3
Sch. 3/2 P_4 dext. ca. 1,35x0,8

Für die vorliegenden Funde kommen nur *Plesiodimylus huerzeleri* oder *Pl. chantrei* in Frage. *Plesiodimylus bavaricus,* eine Art, die SCHÖTZ (1985) anhand der Funde aus Maßendorf in Niederbayern beschrieb, ist deutlich größer und für Engelswies 1 sicher auszuschließen. *Pl. helveticus,* eine von BOLLIGER (1992) aus der Fauna von Jona-Tägernaustraße beschriebene Art, ist ebenfalls deutlich größer und kommt für die vorliegenden Exemplare nicht in Frage.

Der M_2 von Engelswies 1 liegt morphometrisch in der Variationsbreite von *Pl. chantrei.* M_1 und M^2 sind aber auffallend klein. Am M^2 sind die Mesostylgrate konfluent, der Paraconus ist vergleichsweise stark. Beides sind nach SCHÖTZ (1985: 101, Abb. 2) *chantrei*-Merkmale. Der Hinterlappen ist dagegen eher schmal, wie bei *Pl. huerzeleri.* Die spärlichen Funde von Engelswies 1 bieten keine Anhaltspunkte für die Unterscheidung von *Pl. huerzeleri* und *Pl. chantrei.*

Der stark korrodierte P_4 von Schellenfeld 3 ist erhaltungsbedingt nur als *Plesiodimylus* sp. zu bestimmen.

Soricidae Gray 1821

Gattung *Florinia* Ziegler 1989

Florinia stehlini (Doben-Florin 1964)

Taf. 1, Fig. 4

Material und Maße:

Schellenfeld 2		Schellenfeld 3	
Sch. 2/2	M_1 sin. 1,37x0,77	Sch. 3/3	M_1 sin. 1,35x0,79

Beide M_1 haben ein kontinuierliches Labial- und ein breites, durchgehendes Lingualcingulum, ein markantes Entocristid und ein hohes Hypoflexid. Beim hellen Exemplar von Schellenfeld 2 sind die Spitzen pigmentiert. Unter den bekannten postagenischen kleinen Soriciden kommt für diese beiden Zähne morphometrisch nur *Florinia stehlini* in Frage. Da die Bestimmung von Soriciden anhand isolierter Molaren grundsätzlich problematisch ist, kann die Determination nur mit Vorbehalt gelten.

Rodentia Bowdich 1821

Sciuridae Gray 1821

Gattung *Spermophilinus* de Bruijn & Mein 1968

Spermophilinus aff. *bredai* (H. v. Meyer 1848)

Taf. 1, Fig. 5–10

Material und Maße:

Engelswies 1	
Eng. 1/10	P_4 sin. ca. 1,5x1,2
Eng. 1/11	M_3 dext. 2,03x1,88
Eng. 1/12	D^4 sin. 1,40x1,38
Eng. 1/13	D^4 sin. ca. 1,25x–
Eng. 1/14	$M^{1/2}$ sin. 1,63x2,02
Eng. 1/15	$M^{1/2}$ dext. 1,65x1,95
Eng. 1/16	M^3 sin. 2,08x1,85
Eng. 1/17	M^3-Fragm. sin.

Schellenfeld 2	
Sch. 2/3	P_4 dext. 1,45x1,33
Sch. 2/4	$M_{1/2}$-Fragm. dext.
Sch. 2/5	M_3 sin. 2,00x1,87
Sch. 2/6	M_3 sin. 2,11x1,83
Sch. 2/7	P^4 sin. 1,37x1,42
Sch. 2/8	P^4 sin. 1,31x1,45
Sch. 2/9	D^4 dext. ca. 1,4x1,5
Sch. 2/10	$M^{1/2}$ sin. 1,52x–
Sch. 2/11	$M^{1/2}$ sin. 1,59x1,90
Sch. 2/12	$M^{1/2}$-Fragm. sin.
Sch. 2/13	$M^{1/2}$ dext. 1,52x1,90
Sch. 2/14	M^3 dext. 1,95x1,82

Schellenfeld 3	
Sch. 3/5	P_4 sin. 1,35x1,33
Sch. 3/6	$M^{1/2}$-Fragm. dext.

Schellenfeld 4	
Sch. 4/6	M_2 sin. 1,65x1,79

Spermophilinus aff. *bredai* zeichnet sich durch ein vergleichsweise einfaches Zahnkronenmuster aus. Die Unterkieferzähne haben weder Entoconid noch Mesostylid. Ein Anteroconid kann als labiale Verdickung des Anterolophids ausgebildet sein. Das Metalophid ist meist nur ein kurzer linguad gerichteter Protoconidsporn. Die maxillaren Molaren zeigen meist ein kleines, freies oder am Metaconus anliegendes Mesostyl. Der Metaloph kann lingual eingeschnürt sein. Zusatzhöcker auf den Trigonumgraten fehlen.

Die Maße der vorliegenden Zähne liegen in der Größenordnung von *Spermophilinus* aff. *bredai* der bayerischen OSM-Fundstellen Rauscheröd, Rembach, Forsthart, Langenmoosen und Puttenhausen (siehe Ziegler & Fahlbusch 1986, Abb. 14). Sie sind zum Teil etwas größer als bei *S.* aff. *bredai* von Vermes 1 (vgl. Engesser u. a. 1981: 932). Boon (1991) erwähnt fünf weitere Faunen mit dieser Art zwischen Augsburg und Ulm, die in MN 5–6 datieren.

Gattung *Palaeosciurus* POMEL 1853

Palaeosciurus sutteri ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986

Taf. 2, Fig. 1–5

Material und Maße:

Engelswies 1

Eng. 1/18	M_1 dext. 2,21x2,26
Eng. 1/19	M_1 sin. 2,16x2,22
Eng. 1/20	M_3 dext. ca. 2,6x2,53

Schellenfeld 2

Sch. 2/15	P_4 dext. 1,87x1,82
Sch. 2/16	M_1 sin. 2,59x2,52
Sch. 2/17	M_1 dext. 2,47x2,59
Sch. 2/18	M_2 sin. 2,57x2,74
Sch. 2/19	P^4 sin. ca. 1,85x1,85
Sch. 2/20	$M^{1/2}$ sin. keine Maße
Sch. 2/21	$M^{1/2}$ dext. 2,17x2,63
Sch. 2/22	$M^{1/2}$ dext. >1,95x2,26

Schellenfeld 3

Sch. 3/7	M_1 dext. 2,07x2,28

Schellenfeld 4

Sch. 4/7	M_1 dext. 2,32x2,64
Sch. 4/8	M_3 sin. 2,69x2,32
Sch. 4/9	P^3 0,57x0,57 (fraglich hier)

Der einzige P_4 hat ein markantes Anteroconid und ein Entoconid. Das Mesostylid ist abgeschliffen. Das Metalophid ist meist kurz und kann ins Anterolophid münden. Einer der drei $M^{1/2}$ aus Schellenfeld 2 ist stark usiert. Die beiden anderen haben ein Mesostyl, einen Metaconulus und einen lingual eingeschnürten Metaloph.

Diese Merkmale kennzeichnen *Palaeosciurus sutteri.* Bei *Palaeosciurus fissurae* ist nur selten ein deutliches Entoconid an den M inf. ausgebildet, ein Metaconulus fehlt an den M sup. meist.

Bislang war diese Art in Süddeutschland nur im Osten Bayerns in Forsthart (locus typicus), Langenmoosen und Puttenhausen nachgewiesen (Ziegler & Fahlbusch 1986). Boon (1991) führt sechs weitere, spärliche Vorkommen zwischen Augsburg und Ulm an, deren Alter MN 5 bis MN 6 beträgt. Durch die Nachweise von Mohrenhausen, Ziemetshausen und Ebershausen reicht diese Art nun bis ins mittlere Miozän. Für feinstratigraphische Zwecke ist *Palaesciurus sutteri* belanglos.

Gattung *Miopetaurista* Kretzoi 1962

?*Miopetaurista* cf. *dehmi* De Bruijn et al. 1980

Material und Maße:

Engelswies 1

Eng. 1/21	$M^{1/2}$ sin. 2,54x2,84

Schellenfeld 2

Sch. 2/23	$M_{1/2}$ sin. 3,12x–
Sch. 2/24	M^3 dext. 2,93x2,90

Der relativ einfach gebaute, stark usierte $M^{1/2}$ hat ein isoliertes Mesostyl. An der Basis der Protoconus-Innenwand sind Reste der Schmelzrunzelung erhalten. Da der charakteristische Protolophulus fehlt, kann dieses Exemplar nur mit Vorbehalt auf *Miopetaurista* bezogen werden.

Der M^3 hat für *Miopetaurista* auch eine zu glatte Oberfläche. In den Maßen würden beide zu *Miopetaurista* cf. *dehmi* aus der bayrischen OSM pasen.

Ein sehr großer, lingual beschädigter $M_{1/2}$ hat ein stark rugoses Talonid, ein kurzes Metalophid und ein Mesoconid. Er erreicht fast die Größe von *Miopetaurista lappi.*

Miopetaurista dehmi und *M. lappi* unterscheiden sich wesentlich nur in der Größe. Beide Arten sind recht dürftig belegt, so daß die Bestimmung von Zähnen, die metrisch zwischen beiden vermitteln, immer problematisch ist. In der OSM Bayerns ist *M.* cf. *dehmi* bislang in zehn Faunen, die zwischen MN 4 und MN 6 einzuordnen sind, spärlich nachgewiesen.

Gattung *Heteroxerus* Stehlin & Schaub 1951

Heteroxerus aff. *rubricati* Crusafont, Villalta & Truyols 1955

Taf. 2, Fig. 6–7, Taf. 3, Fig. 1–3

Material und Maße:

Schellenfeld 2

Sch. 2/25	M^3 sin. 1,81xca. 1,75

Schellenfeld 3

Sch. 3/8	M_1 dext. 1,70x1,77
Sch. 3/9	M_3 dext. 1,76x1,57
Sch. 3/10	D/P^4 sin. 1,50x1,50
Sch. 3/11	D/P^4 sin. 1,40x1,40
Sch. 3/12	$M^{1/2}$ sin. 1,59x1,93

Schellenfeld 4

Sch. 4/10	$M^{1/2}$ sin. 1,49x1,85
Sch. 4/11	$M^{1/2}$ sin. 1,58x–
Sch. 4/12	$M^{1/2}$ sin. 1,49x–

Am M_1 und M_3 von Schellenfeld 3 ist das Metalophid nicht unterbrochen. Am M_1 zieht ein Grat vom Entoconid ins Posterolophid. Ob das Hypoconulid primär fehlt oder abgekaut ist, läßt sich nicht entscheiden. Am M_3 entsendet das Entoconid nur einen kurzen, labiad gerichteten Grat. Ein Hypoconulid fehlt. Beide Zähne können per definitionem nicht zu *Heteroxerus huerzeleri* gehören, von dem von der Typuslokalität Vermes 2 nur M_1 und M_2 bekannt sind, und bei denen die Trigonidhinterkante (Metalophid) reduziert ist.

Am M^3 von Schellenfeld 2 ist ein zarter, median unterbrochener Metaloph ausgebildet.

Die beiden D^4 oder P^4 sowie die $M^{1/2}$ von Schellenfeld 3 haben einen markanten Pseudohypoconus und einen Metaloph, der abrupt im Metaconulus endet. Der Metaconulus und Posteroloph verbindende Grat fehlt.

Die vorliegenden *Heteroxerus*-Zähne sind kleiner als bei *H. grivensis* und liegen in der Größenordnung von *H. rubricati* und von *H. huerzeleri.*

Heteroxerus huerzeleri Stehlin & Schaub 1951 wird von Cuenca Bescos (1988: 33, 54) ohne Begründung teils mit *H. rubricati,* teils mit *H. grivensis* (Forsyth Major 1893) synonymisiert. In der Synonymie sowohl von *H. rubricati* als auch von *H. grivensis* führt sie den in Stehlin & Schaub (1951: 201, fig. 300) abgebildeten Holotypus von *H. huerzeleri* auf. Dies ist natürlich nicht möglich. Der Typus kann nur einer Art angehören. Wenn Cuenca Bescos glaubt, daß der Typus von *H. huerzeleri* mit *H. rubricati* identisch ist, dann muß sie *H. rubricati* mit *H. huerzeleri* synonymisieren.

In einer extensiven Analyse zeigt die Autorin (l. c., p. 33 ff.) die morphometrische Variabilität von *H. rubricati* aus dem spanischen Miozän auf. Alle vorliegenden Zähne, mit Ausnahme des M_1 (Sch. 3/8) passen zu *H. rubricati.* Ein vollständiges Metalophid wie hier kommt bei keinem der vielen spanischen Funde vor (Cuenca Bescos 1988: 49).

Die Funde von Schellenfeld werden deshalb als *H.* aff. *rubricati* bestimmt. Für feinstratigraphische Zwecke ist diese Art gänzlich ungeeignet. In Süddeutschland ist sie bisher von MN 4 bis MN 6 nachgewiesen. In Südfrankreich und Spanien kommt sie von MN 3 (Estrepouy) bis MN 9 (Pedregueras 2C) vor (Cuenca Bescos 1988, Fig. 45).

Gattung *Blackia* Mein 1970

Blackia sp.

Material und Maße:

Schellenfeld 4	Sch. 4/5	M_1 dext. ca. 1,1x1,2

Für einen kleinen, stark abgeschliffenen M_1 von Schellenfeld 4, der keinerlei morphologische Details mehr zeigt, kommt nach der Größe nur *Blackia* in Frage.

Gliridae Thomas 1897

Gattung *Bransatoglis* Hugueney 1967

Bransatoglis cadeoti Bulot 1978

Taf. 3, Fig. 4–8

Material und Maße:

Engelswies 1 *Bransatoglis* cf. *cadeoti*

Eng. 1/81	M_3 dext. ca. 1,68x1,66

Schellenfeld 2

Sch. 2/80	P_4 sin. 1,63x1,45
Sch. 2/81	P_4 sin. ca. 1.52x1.39
Sch. 2/82	P_4 sin. 1,66x1,47
Sch. 2/83	M^1 dext. 1,87x1,90
Sch. 2/84	M^1-Fragm. dext.
Sch. 2/85	M^2 dext. 1,76x2,00
Sch. 2/86	M^3 dext. 1,58x1,87

Engelswies 1. – Am oberflächlich stark angelösten M_3 ist neben den Hauptgraten ein Zusatzgrat zwischen Meso- und Posterolophid zu erkennen. Der Zahn ist deutlich kleiner als bei *B. cadeoti* von Bézian (Bulot 1978: 102) und von Puttenhausen (Wu 1990: 89). Die geringe Größe ist aber zum größten Teil auf Ablösung des Zahnschmelzes zurückzuführen.

Schellenfeld 2. – Hier ist *Bransatoglis* mit 7 von 12 Gliridenzähnen der zahlenmäßig am besten dokumentierte Schläfer. Bei zwei von drei P_4 ist das Mesolophid labial unterbrochen und endet in einem deutlichen Mesoconid. Es sind lediglich schwache Rudimente eines hinteren Zusatzgrates erkennbar. Bei einem P_4 (Sch. 2/82) ist der Zusatzgrat zwischen Meta- und Posterolophid deutlich. Bei diesem ist auch erkennbar, daß zwei Wurzeln ausgebildet waren. Diese P_4 sind ca. 15% kleiner als bei *B. cadeoti* von Bézian. Sie passen aber gut zur entsprechenden Stichprobe von Puttenhausen, Eitensheim, Schönenberg und Sandelzhausen. Für *B. astaracensis* sind sie viel zu groß.

Von den beiden M^1 ist einer fragmentär, der andere oberflächlich angelöst. Ob der Endoloph vollständig ist, läßt sich erhaltungsbedingt nicht feststellen. Beim vollständigen Exemplar (Sch. 2/83) ist ein markanter Zusatzgrat zwischen Antero- und Protoloph ausgebildet, der hintere ist schwächer. Der hintere Centroloph fehlt.

Der M^2 hat keine Zusatzgrate außerhalb des Trigonums und einen durchgehenden Endoloph. Zwischen Proto- und Metaloph sind drei Grate. Der mittlere reicht nur bis zur Zahnmitte und endet labial in einem Hügel. Die beiden anderen vereinigen sich in der Mitte. Ihre gemeinsame Fortsetzung endet kurz vor dem Endoloph. Dieser Zahn gleicht morphologisch weitgehend dem M^2 von *B. cadeoti* von Forsthart (vgl. Ziegler & Fahlbusch 1986, Taf. 6, Fig. 19), ist aber viel kleiner. In der Konfiguration der Trigonumgrate ist er auch mit dem Holotypus von Bézian vergleichbar, aber ebenfalls etwas kleiner (Bulot 1978, Fig. 6). Er ist auch kleiner als die *B. cadeoti* zugeordneten M^2 von Puttenhausen, Eitensheim, Schönenberg und Sandelzhausen, aber deutlich größer als bei *B. astaracensis* von Sansan.

Der M^3 (Sch. 3/86) hat ebenfalls einen kontinuierlichen Endoloph und keine Zusatzgrate außerhalb des Trigonums. Zwischen Proto- und Metaloph liegen mehrere nicht homologisierbare Gratrudimente. Der Zahn ist deutlich größer als bei *B. astaracensis* von Sansan und paßt gut zu *B. cadeoti.*

Für die vorliegenden *Bransatoglis*-Zähne kommen nur die Arten *cadeoti* und *astaracensis* in Betracht. *B. astaracensis* wies Mayr (1979) in Süddeutschland in den OSM-Faunen von Eitensheim, Schönenberg und Sandelzhausen nach. Alle drei Vorkommen ordnete Wu (1990: 89) *Bransatoglis cadeoti* zu. Dieser ist auch durch vier Zähne in der Fauna von Forsthart spärlich belegt (Ziegler & Fahlbusch 1986). Der M_3 von Engelswies 1 ist erhaltungsbedingt morphologisch nur unzureichend zu beurteilen. Er steht aber *B. cadeoti* zumindest sehr nahe.

Die Exemplare von Schellenfeld 2 sind meist kleiner als bei *B. cadeoti* von Bézian, aber stets deutlich größer als bei *B. astaracensis* von Sansan. Sie liegen in der Größenordnung von *B. cadeoti* von Puttenhausen, Schönenberg, Eitensheim und Sandelzhausen. Die Art ist in Süddeutschland von MN 4 (Forsthart) bis MN 5 (Sandelzhausen, neue Einstufung) vertreten. In der Ostschweiz wies Bolliger (1992) diese Art in den Faunen von Martinsbrünneli-Jona und von Güntisberg-Wald nach, Engesser (1981) in Vermes 1. Die Zähne sind dort meist größer als die vorliegenden.

Gattung *Miodyromys* Kretzoi 1943

Miodyromys sp. 1

Taf. 4, Fig. 1–8

Material und Maße:

Engelwies 1	
Eng. 1/82	P_4 dext. 0,81x0,82
Eng. 1/83	P_4 dext. 0,82x0,78
Schellenfeld 2	
Sch. 2/87	M_1 dext. 1,20x1,03
Sch. 2/89	P^4 dext. 0,66x0,88
Sch. 2/90	M^1 sin. 1,14x1,28
Schellenfeld 3	
Sch. 3/72	P_4 dext. 0,86x0,81
Sch. 3/73	M_1 sin. >1,25x>1,05
Sch. 3/74	M_2 dext. 1,24x1,14
Sch. 3/76	M_2 dext. 1,23x1,13
Sch. 3/78	M_3 dext. 1,12x1,07

Schellenfeld 4	
Sch. 4/94	D_4 sin. 0,92x0,70
Sch. 4/74	D_4 sin. 0,75x0,69
Sch. 4/75	P_4 dext. 0,88x0,91
Sch. 4/76	P_4 dext. 0,85x0,79
Sch. 4/78	P_4 dext. 0,91x0,87
Sch. 4/80	M_1 dext. 1,22x1,10
Sch. 4/81	M_1 dext. 1,29x1,20
Sch. 4/82	M_1 dext. 1,22x1,02
Sch. 4/83	M_2 sin. 1,32x1,25
Sch. 4/84	M_2 sin. 1,22x1,15
Sch. 4/85	M_2 dext. 1,24x1,26
Sch. 4/86	M_2 dext. 1,21x1,19
Sch. 4/90	M_3 dext. 1,16x1,12
Sch. 4/91	P^4 sin. >0,75x0,75
Sch. 4/92	M^2 dext. 1,18x1,38
Sch. 4/93	M^3 sin. ca. 0,85x1,05

Zähne aus dem *Miodyromys-Pseudodryomys*-Formenkreis repräsentieren in den Faunen von Schellenfeld 3 und 4 den dominierenden Gliriden. In Engelswies 1 und Schellenfeld 2 machen sie etwa ein Viertel bis ein Drittel der dortigen Gliridenfaunulae aus.

Beschreibung

D_4. – Nur vier Hauptgrate, Metalophid stark reduziert. Anzahl der Wurzeln nicht zu ermitteln.

P_4. – Bei allen nur die vier Hauptgrate ausgebildet. Antero- und Metalophid reduziert, bilden zusammen einen Kreis. Eine Wurzel oder zwei verwachsene.

M_1. – Anzahl der Wurzeln bei keinem zu ermitteln. Zu den fünf Hauptgraten kommt bei Sch. 2/87 ein Zusatzgrat (ZG) zwischen Antero- und Metalophid, Centrolophid aufgelöst. Bei Sch. 4/80 vorderer und hinterer ZG, bei Sch. 4/82 nur rudimentärer hinterer ZG ausgebildet.

M_2. – Bei Sch. 3/74 drei Wurzeln und rudimentärer hinterer ZG. Ansonsten Wurzeln nicht zählbar. In Schellenfeld 3 keine weiteren Exemplare mit ZG. In Schellenfeld 4 einmal ohne ZG, einmal nur hinterer ZG, zweimal rudimentärer hinterer ZG und mittlerer zwischen Meta- und Centrolophid.

M_3. – Anzahl der Wurzeln nicht zu ermitteln. Sch. 3/78 ohne ZG, Sch. 4/90 mit rudimentärem hinteren ZG.

P^4. – Beide Exemplare mit vier Hauptgraten und isoliertem Centroloph, Anteroloph lingual isoliert.

M^1. – Sch. 2/90 stark usiert, ZG zwischen Proto- und vorderem Centroloph. Dieser länger als hinterer Centroloph.

M^2. – Sch. 4/92 mit ZG zwischen Proto- und vorderem Centroloph. Beide Centrolophe konfluent.

Diskussion

Die Stichprobe von Schellenfeld 4 scheint etwas mehr Grate zu haben als die übrigen. Die Zuordnung zu den bekannten *Miodyromys*-Arten fällt schwer. Bei *M. hamadryas biradiculus* haben alle mandibularen Molaren zwei Wurzeln, bei *M. aegercii,* der etwas größer ist, drei. Bei *M. hamadryas hamadryas* ist der M_1 zweiwurzelig, M_2 und M_3 sind dreiwurzelig. Die vorliegenden Formen sind auch insofern problematisch, als nur selten die Anzahl der Wurzeln zu ermitteln ist. Für die genannten Arten sind die vorliegenden Stichproben zu gratarm. In den Maßen passen die Zähne gut zu *M. hamadryas hamadryas* aus der OSM (Langenau, Eitensheim, Adelschlag, Hessenlohe, Schönenberg). Für *M. aegercii* sind sie zu klein, für *M. hamadryas biradiculus* etwas zu groß. Es ist nicht sicher, daß alle vier Stichproben die gleiche Art repräsentieren. Die Bestimmung *Miodyromys* sp. 1 muß genügen.

Miodyromys sp. 2

Taf. 4, Fig. 9

Material und Maße:

Schellenfeld 4	Sch. 4/79	M_1 sin. 1,48x1,30

Dieser M_1 hat keinerlei ZG, das Centrolophid ist lingual isoliert. Alle Grate haben einen unruhigen Verlauf. Die Anzahl der Wurzeln ist nicht zu ermitteln. Der Zahn gehört habituell zu *Miodyromys,* ist aber größer als bei allen bekannten *Miodyromys*-Arten mit derart wenig Graten. Für *Pseudodryomys* sind die Grate zu schwach.

Miodyromys sp. 3

Taf. 4, Fig. 10–12

Material und Maße:

Schellenfeld 4

Sch. 4/77	P_4 dext. 0,74x0,77
Sch. 4/87	M_2 dext. 1,07x1,00
Sch. 4/88	M_2 dext. 1,10x1,02
Sch. 4/89	M_2 sin. 1,04x0,98

Aufgrund der geringen Größe wurden vier Zähne von Schellenfeld 4 von *Miodyromys* sp. 1 abgetrennt. Der P_4 hat keinerlei ZG. Das reduzierte Metalophid mündet median in das Anterolophid. Von den drei M_2 hat einer einen hinteren ZG. Die Anzahl der Wurzeln ist nicht zu ermitteln. Möglicherweise ist der sprunghaft anmutende Größenunterschied zwischen *Miodyromys* sp. 1 und sp. 3 nur eine Dokumentationslücke und beide Formen gehören zusammen.

Gattung *Pseudodryomys* DE BRUIJN 1966

Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN 1966

Taf. 5, Fig. 1–2

Material und Maße:

Schellenfeld 3

Sch. 3/75	M_2 dext. 1,19x1,29

Sch. 3/77	M_2 dext. 1,19x1,21
Sch. 3/79	M_3 dext. 1,15x1,14

Die beiden M_2 haben nur einen hinteren ZG, der M_3 nur ein Rudiment des hinteren ZG. Aufgrund des robusten Habitus und der im Verhältnis zur Länge großen Breite passen sie zu *Pseudodryomys ibericus,* wie er z. B. in den Faunen von Rembach und Rauscheröd vorliegt. Die Zähne dieser Art sind in Schönenberg etwas größer.

Gattung *Glirulus* THOMAS 1906

Glirulus aff. *conjunctus* (MAYR 1979)

Taf. 5, Fig. 3–7

Material und Maße:

Engelswies 1		Schellenfeld 2	
Eng. 1/77	P_4 sin. 0,80x0,72	Sch. 2/79	M_2 dext. 1,04x1,05
Eng. 1/78	M_2 sin. ca. 0,9x0,87		
Eng. 1/79	M^1 dext. ca. 0,92x1,04	Schellenfeld 4	
Eng. 1/80	M^2 sin. 0,92x1,03	Sch. 4/72	M_3 dext. 0,92x0,87

Beschreibung

Glirulus ist in Engelswies 1 mit vier von insgesamt sieben Gliridenzähnen der dominierende Schläfer. In Schellenfeld 2 und 4 gibt es von dieser Gattung jeweils nur einen Zahn.

P_4. – Der zweiwurzelige P_4 hat neben den fünf Hauptgraten einen starken Zusatzgrat zwischen Meso- und Posterolophid und je einen rudimentären Zusatzgrat zwischen Antero- und Metalophid, zwischen Meta- und Centrolphid und zwischen Centro- und Mesolophid. Das Endolphid ist zwischen Centro- und Mesolophid durch ein schmales Quertal unterbrochen.

M_2. – Am M_2 (Eng. 1/78) sind Postero- und Anterolophid beschädigt. Durch die Anlage eines zweiten, kurzen Zusatzgrates zwischen Antero- und Metalophid sind insgesamt zehn Grate ausgebildet. Der andere M_2 (Sch. 2/79) hat nur in jeder Synkline einen Zusatzgrat und damit insgesamt neun Grate. Das Endolophid ist bei beiden unterbrochen. Die Anzahl der Wurzeln ist nicht zu ermitteln.

M_3. – Der M_3 ist stark usiert. Das durchgehende Endolophid kann auf die starke Usur zurückzuführen sein. Es sind ca. neun Grate zählbar.

M^1. – Am M^1 erreicht der vordere Centrolph den Endoloph nicht, er entspricht damit dem Typ *diremptus.* Insgesamt sind neun Grate ausgebildet, zwischen je zwei Hauptgraten ein Zusatzgrat. Der Endoloph ist zwische Antero- und Protoloph oberflächlich gekerbt.

M^2. – Am M^2 mündet der vordere Centroloph ohne Einschnürung in den kontinuierlichen Endoloph. Dieses Exemplar hat ebenfalls neun Grate und entspricht dem Typ *conjunctus.*

Diskussion

Die Arten *diremptus* und *conjunctus* gehen auf MAYR (1979) zurück, der sie dem Genus *Paraglirulus* zuordnete. Ich folge dem Vorschlag von DAXNER-HÖCK & DE BRUIJN (1981: 168) die Gattung *Paraglirulus* nur der Typusspezies *wehrenfelsi* und dimensionell vergleichbaren Arten vorzubehalten und führe die Arten *diremptus* und *conjunctus* im Genus *Glirulus.*

Glirulus diremptus ist an der Typuslokalität Erkertshofen 1 zahlenmäßig relativ gut belegt. Ansonsten gibt es von dieser Art in Süddeutschland nur noch sechs Zähne aus der basalen OSM von Forsthart und 44 in Puttenhausen (WU 1990). *Gl. conjunctus* kommt in Adelschlag und Eitensheim (beide MN 5) vor und reicht bis Marktl und Hammerschmiede (MN 9). Wesentliches Unterscheidungskriterium zu dieser Form ist der vom Endoloph isolierte vordere Centroloph. *Gl. diremptus* erreicht auch in den Maßen der Zähne nicht die Maximalwerte von *Gl. conjunctus.*

Die vier Zähne von Engelswies 1 bilden eine Übergangspopulation. Der M^1 ist durch die linguale Isolierung des vorderen Centrolophs primitiv. In der Breite liegt er aber schon geringfügig über dem Maximum von *Gl. diremptus* von Erkertshofen 1. Bei den M^1 und M^2 von Puttenhausen erreicht der vordere Centroloph niemals den Endoloph. Moderne Elemente in der kleinen Stichprobe von Engelswies 1 sind der M^2, der zu *conjunctus* paßt, und der M_2 durch die hohe Anzahl von Zusatzgraten. Eine Verdoppelung des vorderen Zusatzgrates kommt aber auch bei drei von fünf M_2 von *Gl. diremptus* von Puttenhausen vor (WU 1990: 92). Insgesamt kommen in Engelswies 1 auf einen *diremptus*-Zahn zwei *conjunctus*-Zähne, so daß die Stichprobe als ganzes auf *Glirulus* aff. *conjunctus* zu beziehen ist. Sie ist evoluierter als *Gl. diremptus* von Puttenhausen.

Die beiden Funde von Schellenfeld 2 und 4 sind größer als bei *Gl. diremptus* von Erkertshofen 1 und von Puttenhausen und dadurch evoluierter. Sie werden ebenfalls als *Glirulus* aff. *conjunctus* bestimmt.

Gattung *Microdyromys* DE BRUIJN 1966

Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG 1941) seu *miocaenicus* (BAUDELOT 1965)

Taf. 5, Fig. 8–10

Material und Maße:

Schellenfeld 2		Schellenfeld 3	
Sch. 2/88	M_3 dext. 0.92x0.90	Sch. 3/80	M_3 dext. 0.88x0.93

Schellenfeld 4	
Sch. 4/73	M^2 sin. 0,98x1,08

Der M_3 von Schellenfeld 2 hat einen vorderen ZG, der lingual in das Metalophid mündet, und einen hinteren ZG.

Der M_3 von Schellenfeld 3 hat ebenfalls einen vorderen und einen hinteren ZG. Beide M_3 passen morphometrisch zu *M. praemurinus,* wie er z. B. in Schönenberg vorliegt. Sie können aber auch gratarme Varianten von *M. miocaenicus* sein, die es in Puttenhausen gibt.

Der M^2 von Schellenfeld 4 hat sieben Grate. Ein Zusatzgrat liegt zwischen Protoloph und vorderem Centroloph. Der vordere Centroloph ist länger als der hintere. Zwischen beiden befindet sich am Labialrand ein punktförmiges Zusatzgratrudiment. Der Endoloph ist vollständig. Labial sind Anteroloph und vorderer Centroloph sowie hinterer Centroloph und Metaloph verbunden. Dieses Exemplar paßt morphometrisch zu *Microdyromys praemurinus* von Schnaitheim, Erkertshofen 1, Forsthart und Schönenberg, ist aber etwas größer als an der Typuslokalität Gaimersheim. Diese Art ist in der süddeutschen OSM auch in den Faunen von Langenmoosen, Adelschlag und Eitensheim spärlich belegt (Mayr 1979: 307). Der vorliegende M^2 ist nur geringfügig kleiner als bei *Microdyromys koenigswaldi* von Vermes, eine Art, die Mayr (1979: 306) mit *M. praemurinus* synonymisierte.

Zähne mit dieser Gratausstattung kommen untergeordnet auch bei *M. miocaenicus,* dem Descendenten von *M. praemurinus,* vor. Wu (1990, Taf. 2, Fig. 10) bildet einen M^2 dext. von *M. miocaenicus* von Puttenhausen ab, der dem vorliegenden weitgehend gleicht. Die Masse der Zähne hat dort aber wesentlich mehr Zusatzgrate, die Stichprobe ist also insgesamt evoluierter.

Die vorliegenden *Microdyromys*-Zähne sind evoluierte *M. praemurinus,* oder sie repräsentieren einen frühen *M. miocaenicus.* Bei Formen aus dem Übergangsbreich zweier Arten sind Einzelzähne grundsätzlich nur bedingt aussagekräftig. Die Bestimmung lautet deshalb für alle drei Exemplare *Microdyromys praemurinus* seu *miocaenicus.*

Eomyidae Deperet & Douxami 1902

Gattung *Keramidomys* Hartenberger 1967

Keramidomys carpathicus (Schaub & Zapfe 1953) seu *thaleri* Hugueney & Mein 1968

Taf. 9, Fig. 1–3

Material und Maße:

Engelswies 1 (*Keramidomys thaleri*)		Engelswies 3	
Eng. 1/8	$M_{1/2}$ dext. 0,72x0,78	Eng. 3/1	$M_{1/2}$ dext. 0,70x0,78
Eng. 1/9	M^1 dext. 0,76xca.0,85		
Schellenfeld 3			
Sch. 3/4	$M^{1/2}$-Fragm. dext. Maße entfallen		

Bei den beiden $M_{1/2}$ reicht das Anterolophid fast bis zum labialen Zahnrand, das Mesolphid mündet in das Metaconid. Alle Quergrate verlaufen ± transversal. Am labial leicht beschädigten M^1 von Engelswies 1 sind die Quergrate ebenfalls transversal gerichtet. Bedingt durch den langen Anteroloph ist die Synklinale I nicht reduziert. Die vorliegenden Zähne passen morphometrisch zu *K. thaleri* von Vieux Collonges (siehe Hugueney & Mein 1968, Fig. 15, 19), von Vermes 1 (siehe Engesser u. a. 1981, Fig. 20) wie zu *K. carpathicus* von Maßendorf und Niederaichbach (siehe Schötz 1979, Abb. 7) und von Langenmoosen (siehe Fahlbusch 1975, Abb. 8a). Die bayerischen Funde gehören nach Engesser (1981: 931, Fußnote 7) ebenfalls zu *K. thaleri.* Vergleicht man die Abbildungen von *K. carpathicus* von der Typuslokalität Neudorf (Schaub & Zapfe 1953, Taf. 1) und von *K. thaleri* von Vieux Collonges (Hugueney & Mein 1968, Fig. 13–21), so sind Unterschiede, die eine artliche Trennung beider Formen rechtfertigen, auch mit sehr viel Wohlwollen nur schwer zu erkennen. Lediglich am P^4 und M^1 von *K. carpathicus* ist der Anteroloph etwas kürzer als bei *K. thaleri.* Der M^1 (Eng. 1/9) paßt in diesem Merkmal besser zu

K. thaleri. Am Exemplar von Schellenfeld (Sch. 3/4) ist dieses Merkmal infolge Beschädigung nicht zu beurteilen. Die spärlichen Funde von Engelwies 3 und Schellenfeld 3 können nur als *Keramidomys thaleri* seu *carpathicus* bestimmt werden, jene von Engelswies 1 lassen sich mit Vorbehalt auf *K. thaleri* beziehen.

Cricetidae ROCHEBRUNE 1883

Die Cricetiden sind, wie bei OSM-Faunen üblich, die individuenreichste Nagerfamilie. Einigen von ihnen kommt für die stratigraphische Einstufung der Faunen besondere Bedeutung zu. Alle Arten sind vielfach nachgewiesen und gut untersucht. In den vorliegenden Faunen sind die Gattungen *Eumyarion, Megacricetodon, Democricetodon* und *Neocometes* vertreten.

Gattung *Eumyarion* THALER 1966

Eumyarion weinfurteri (SCHAUB & ZAPFE 1953) – *bifidus* (FAHLBUSCH 1964)

Taf. 6, Fig. 1–8

Material und Maße:

E. cf. *weinfurteri*

Engelswies 1		
Eng. 1/22	M_2 sin.	–x1,28
Eng. 1/23	M^2 sin.	1,47x1,26

Engelswies 3		
Eng. 3/2	M^1 dext.	1,90xca. 1,25

E. weinfurteri – bifidus

Schellenfeld 2		
Sch. 2/26	M_1 sin.	1,89x1,19
Sch. 2/27	M_1 dext.	1,91x1,16
Sch. 2/28	M^1 dext.	1,92x1,43
Sch. 2/29	M^3 sin.	0,97x1,13
Sch. 2/30	M^3 sin.	1,14x1,11

Schellenfeld 3		
Sch. 3/13	M_3 sin.	1,50x1,16
Sch. 3/14	M_3 sin.	1,46x1,15
Sch. 3/15	M^1 dext.	2,00x1,46
Sch. 3/16	M^2 sin.	1,48x1,34
Sch. 3/17	M^2 dext.	1,51x1,34

Schellenfeld 4		
Sch. 4/13	M^2 sin.	1,49x1,40

Beschreibung

Engelswies 1. – M_2-Fragment: Protoconid-Hinterarm dreiviertel-lang, Mesolophid kurz, frei endigend, markanter, ins Posterolophid mündender Hypoconid-Hinterarm.

M^2: distaler Paraconussporn (Ectoloph) markant, Mesoloph halblang, Protolophulus einfach, kräftig, transversal.

Beide Zähne liegen in der Variationsbreite von *E.* cf. *weinfurteri* von Puttenhausen, von Maßendorf und von Vermes 1.

Engelswies 3. – M^1: oberflächlich stark beschädigt, Anteroconus einheitlich, nicht abgesetzt, bis zum Labialrand reichender vorderer Quersporn, Protoloph retrovers, Anterolophulus eingeschnürt, Mesoloph lang, endet frei.

Auch dieses Exemplar paßt morphometrisch zu *E.* cf. *weinfurteri.*

Schellenfeld 2. – M_1: Metaconid mit Kante zum Anteroconid, Anterolophulid unterbrochen, Metalophulid provers, einmal spornartig reduziert, einmal unterbrochen, Hypoconid-Hinterarm kräftig, Protoconid-Hinterarm erreicht lingualen Zahnrand, Mesolophid sehr kurz. In der Länge des Protoconid-Hinterarmes besteht eine Affinität zu *E. weinfurteri,* ansonsten passen beide Exemplare besser zu *E. bifidus.*

M^1: Anteroconus deutlich abgesetzt, ungeteilt, VQI transversal, VQII kurzer Sporn, Protosinus durch Cingulum abgedämmt, Mesoloph bis Zahnrand. Größe und alle Merkmale außer dem ungeteilten Anteroconus sprechen für die Zugehörigkeit zu *E. bifidus.* M^1 von *E. weinfurteri* dieser Größe gibt es in Süddeutschland nur in Gallenbach, Laimering und Unterzolling (HEISSIG 1989, Abb. 1).

M^3: Einfacher, transversaler Protolophulus, Mesoloph bis Zahnrand, einmal sehr schwach. Große *weinfurteri*-M^3.

Die Zähne dieser Stichprobe vereinigen z. T. Merkmale von *E. weinfurteri* und *E. bifidus.*

Schellenfeld 3. – M_3: Protoconid-Hinterarm retrovers, einmal bis Zahnrand, einmal halblang, Hypolophulid transversal. Beide größer als *E.* cf. *weinfurteri* von Puttenhausen, ungefähr Größe von *E. bifidus* von Maßendorf. Beide gehören eher zu *E. bifidus.*

M^1: Anteroconus ungeteilt, nicht abgesetzt, VQI transversal, bis zu distolabialem Anteroconussporn reichend, VQII kurz, provers, Prosinus durch Cingulum abgedämmt, Mesoloph lang, mündet in Metaconus, Protolophulus einfach, transversal. Nach Merkmalen *E. weinfurteri,* nach Größe eher *E. bifidus.* Nur in Gallenbach und Laimering 2 gibt es *weinfurteri*-M^1 dieser Größe.

M^2: Protolophulus einfach, transversal, stark, linguales Vordercingulum sehr schwach, Mesoloph einmal lang, mündet in Paraconussporn, einmal halblang. Insgesamt ein Mosaik aus *weinfurteri*- und *bifidus*-Merkmalen. Metrisch passen beide zu *E. bifidus.*

Schellenfeld 4. – M^2: Protolophulus einfach, transversal, stark, kein linguales Vordercingulum, Mesoloph gut halblang, starker rückwärtiger Paraconussporn. Morphologisch *E. weinfurteri,* nach Größe *E. bifidus.*

Diskussion

Die Berechtigung der Art *E. weinfurteri,* von SCHAUB & ZAPFE (1953) für zwei kleine Zähne aus Neudorf zunächst als Unterart beschrieben, von FEJFAR (1974) zur Art angehoben, wurde mehrfach in Frage gestellt. ENGESSER (1972: 278 und 1981: 245) glaubt, daß die von SCHAUB & ZAPFE beschriebenen drei Unterarten nur eine Art repräsentieren. Er geht von einer sehr variablen, aber homogenen Stichprobe aus. DE BRUIJN & SARAC (1991) haben *E. weinfurteri* definitiv mit *E. latior* synonymisiert. Sie haben auch die bisher unter *E.* cf. *weinfurteri* geführten Funde von Puttenhausen *E. latior* zugeordnet und mit dem dortigen *E. bifidus* zu einem Komplex „*E. latior-bifidus* exemplum intercentrale" vereinigt ohne zu erklären, was dies genau bedeutet. Dieses Vorgehen ist sicherlich nicht gerechtfertigt, da die Puttenhausener Funde deutlich kleiner als bei *E. latior* von Neudorf sind (Wu 1982, Abb. 13). Gleiches gilt für *E. weinfurteri* von Ořechov, Franzensbad und Dolnice. Die Frage ist nur, ob für diese kleine Form der Name *weinfurteri* verfügbar ist. Falls nämlich die Art *weinfurteri* an der Typuslokalität Neudorf nicht haltbar ist, bräuchte man für die genannten Faunen einen neuen Artnamen. Ich folge hier dem Vorschlag von Schötz (1993: 166), den Artnamen *weinfurteri* für die kleine, meist in MN 4–5-Faunen auftretende Form beizubehalten.

Damit sind aber die Probleme für die vorliegenden Faunen noch nicht gelöst. Die drei Exemplare von Engelswies lassen sich morphometrisch zwanglos *E.* cf. *weinfurteri* zuordnen. Die Funde von Schellenfeld dagegen haben oft *weinfurteri*-Merkmale und die Größe von *bifidus* (Sch. 3/15), oder sie zeigen ein Mosaik von *weinfurteri*- und *bifidus*-Merkmalen bei *bifidus*-Größe (Sch. 2/28, Sch. 3/16,17) oder sie passen ausschließlich zu *bifidus* (Sch. 2/26,27). Es gibt keinen Fund, der sicher auf *E. weinfurteri* zu beziehen wäre.

Die Schwierigkeiten der Ansprache von *E. weinfurteri* und *bifidus* meisterte Boon (1991: 80 ff.), indem sie die *Eumyarion*-Zähne von acht Faunen zwischen Augsburg und Ulm (alle MN 5 bis MN 6) einem *E. latior-bifidus*-Komplex zuwies. Sie hält, wie de Bruijn & Sarac (1991), *weinfurteri* für ein Synonym von *latior.*

Schötz (1993) konnte in der reichen Maßendorfer Fauna *E.* cf. *weinfurteri* und *E. bifidus* nachweisen und stellte die kennzeichnenden Merkmale beider Formen quantitativ gegenüber.

Die wenigen vorliegenden Funde bieten keinen Beitrag zur Problemlösung. Die Exemplare von Schellenfeld können nur als *E. weinfurteri – bifidus* bestimmt werden. Dies bedeutet nur, daß Morphotypen beider Arten vorliegen und daß eine sichere Ansprache anhand der wenigen Zähne nicht möglich ist.

Unabhängig vom Bestimmungsproblem sind beide Arten für feinstratigraphische Belange ungeeignet. *E. weinfurteri* und ihm nahestehende Formen gibt es in Süddeutschland von MN 4 (Rauscheröd, Rembach, Forsthart) bis MN 7 (Gallenbach 2b, c, Gisseltshausen 1a, b, Laimering 2, Sallmannsberg und Unterzolling). *Eumyarion* von Gallenbach 2b und von Laimering stellt Bolliger (1994, Tab. 2) zu *E. medius.* Bei ihm erlischt *E. weinfurteri* in MN 5. *E. bifidus* gibt es erst ab MN 5.

Gattung *Megacricetodon* Fahlbusch 1964

Megacricetodon aff. *bavaricus* Fahlbusch 1964

Taf. 7, Fig. 1–11

Material (Maße siehe Abb. 3):

Engelswies 1
Eng. 1/24–29 6 Einzelzähne

Engelswies 2
Eng. 2/1 M_1 sin.

Engelswies 3
Eng. 3/3 M_1 sin.

Schellenfeld 2
Sch. 2/31–39 9 Einzelzähne

Schellenfeld 3
Sch. 3/18–44 27 Einzelzähne

Schellenfeld 4
Sch. 4/14–49 36 Einzelzähne

Morphometrisch gehören alle *Megacricetodon*-Zähne zur Entwicklungslinie *M. bavaricus – germanicus.* Aufgrund der Gestalt der Vorderknospe des M_1 ist *M. gregarius* sicher auszuschließen. Die Entwicklung von *M. bavaricus* (locus typicus Langenmoosen) zu *M. germanicus,* der in Süddeutschland z. B. in den Faunen von Puttenhausen, Betlinshausen und Bubenhausen zahlreich belegt ist, zeigt sich in erster Linie in einer phylogenetischen Größenzunahme. Als Fortsetzung des Entwicklungstrends von *M. collongensis* zu *M. bavaricus* wäre von *M. bavaricus* zu *M. germanicus* eine weitere Zunahme der M_1 mit geteiltem Anteroconid zu erwarten. Vergleicht man die M_1 von *M. germanicus* von Puttenhausen mit jenen von *M. bavaricus* von Langenmoosen, so scheint sich dieser Trend, der die Größenzunahme begleitet, auch beispielhaft zu bestätigen: Anteile der M_1 mit deutlich geteiltem Anteroconid in Langenmoosen 43% gegenüber 60% in Puttenhausen. Die von Boon (1991) vorgestellten Neufunde von *M. bavaricus* von Bellenberg 1+2 und von *M. germanicus* von Edelstetten, Bubenhausen und von Betlinshausen sowie die vorliegenden bestätigen zunächst nur den Trend einer Größenzunahme. Die Anteroconidteilung der M_1 folgt aber keinem Trend. Bei den neuen *germanicus*-Stichproben liegt der Anteil der M_1 mit einfachem Anteroconid zwischen 64% (Edelstetten) und 88% (Bubenhausen) und ist darin *M. collongensis* ähnlich. Bei *M. bavaricus* von Bellenberg 1+2 betragen die Anteile der M_1 mit einfachem Anteroconid 53% bzw. 57%. Bei den kleinen Stichproben von Engelswies und Schellenfeld überwiegen die M_1 mit einfachem Anteroconid, es gibt keine mit deutlich geteiltem. In den Maßen der Zähne liegen sie meist zwischen *M. bavaricus* und *M. germanicus. M. bavaricus* von Buchberg, das nächste westliche Vorkommen, ist deutlich kleiner als hier und an der Typuslokalität (vgl. Bolliger 1992: 134, Anhang 4, S. 279). Er paßt metrisch besser zu *M.* aff. *collongensis* von Rembach, Rauscheröd und Forsthart. Wieviele der 24 M_1 von Buchberg ein gespaltenes Anteroconid haben, ist nicht angegeben.

Wie läßt sich dieses Phänomen des offensichtlich oszillierenden Trends der Anteroconid-Teilung am M_1 deuten? Mit Sicherheit lag Süddeutschland außerhalb des Entwicklungszentrums der Linie *collongensis–bavaricus–germanicus.* Es gab immer wieder Migrationsschübe morphologisch primitiver Populationen aus dem Ursprungsgebiet, die sehr schnell an Größe (Zahngröße) zunahmen.

Scheinbar oszillierende Entwicklung kennen wir z. B. auch bei *Arvicola* im Pleistozän. Es gibt morphologisch primitive Formen in jüngeren Ablagerungen. Nach Kaltzeiten wurde Süddeutschland mit Primitivformen aus dem südlichen Refugialgebiet besiedelt. Durch Migrationen wird ein vorhandener Entwicklungstrend überlagert.

Möglich ist auch, daß sich *M. germanicus* zwar aus *M. collongensis,* nicht aber über ein *bavaricus*-Zwischenstadium entwickelt hat.

Für die Beurteilung der vorliegenden Stichproben relevant ist, daß man aus dem morphologisch primitiven Status, dem Fehlen von M_1 mit geteiltem Anteroconid, nicht auf ein höheres Alter schließen kann. Die metrischen Verhältnisse sind hier wahrscheinlich aussagekräftiger und lassen die Bestimmung *Megacricetodon* aff. *bavaricus* für die Stichproben von Engelswies und Schellenfeld und damit auf jeden Fall die Einstufung in den unteren Teil von MN 5 zu.

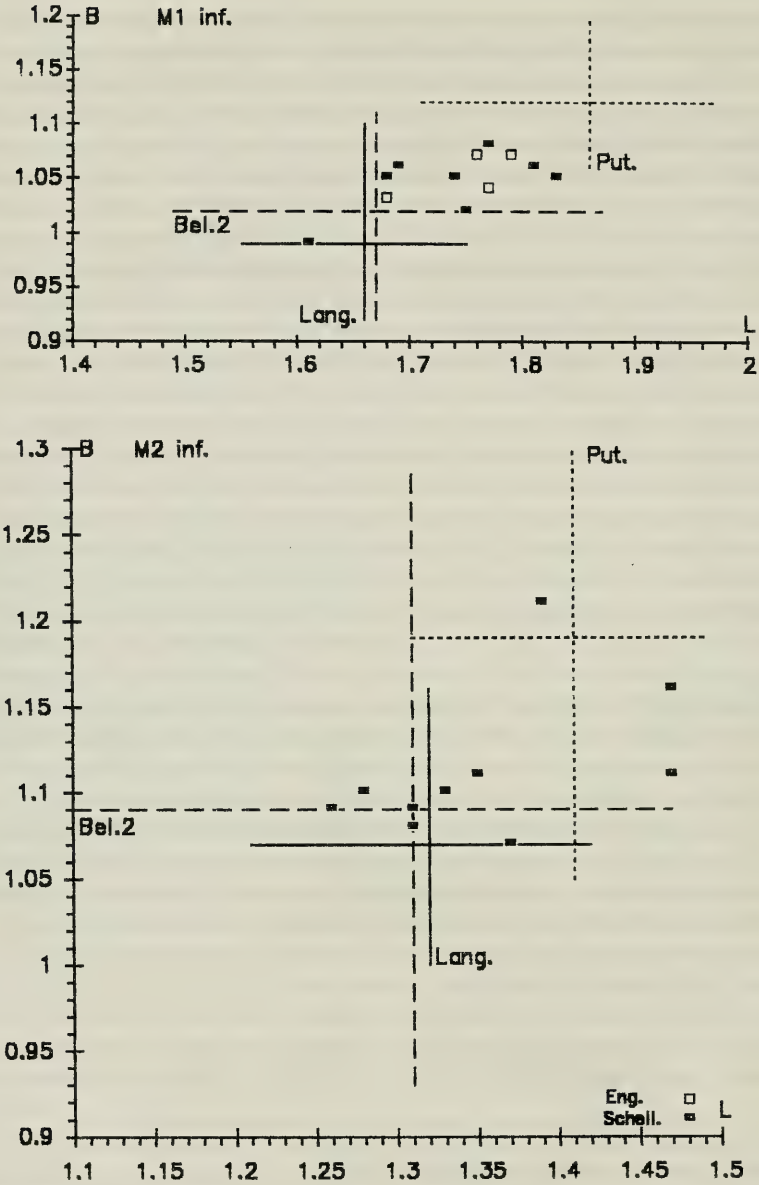
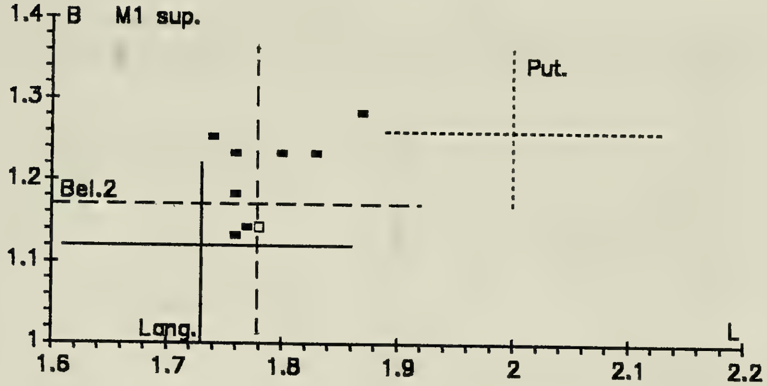


Abb. 3a. *Megacricetodon bavaricus* und *Megacricetodon germanicus,* Längen-Breiten-Diagramme der M_1 und M_2. Puttenhausen (*M. germ.*) nach Werten aus Wu (1982: 49), Bellenberg 2 und Langenmoosen nach Werten aus Boon (1991, Tab. 3b, Abb. 10).



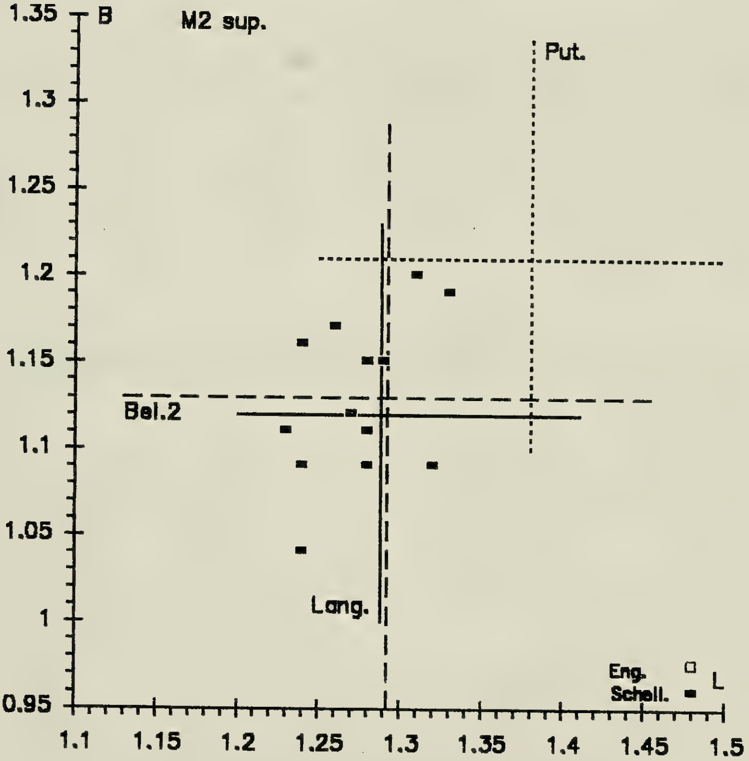


Abb. 3b. *Megacricetodon bavaricus* und *Megacricetodon germanicus*, Längen-Breiten-Diagramme der M^1 und M^2.

Tab. 1. *Megacricetodon* (aff.) *bavaricus* von Engelswies, Schellenfeld und Langenmoosen, *Megacricetodon germanicus* von Puttenhausen, vergleichende morphologische Analyse der M_1.

M_1	Eng. 1–3	Schell. 2–4	Lang.	Putt.
Anteroconid				
einfach	3	5	10	2
Teilung angedeutet	1	3	6	4
Teilung deutlich	0	0	12	9
Mesolophid				
fehlt	2	0	0	0
kurz	2	8	4	5
halblang	0	3	17	11
lang	0	0	8	0

Tab. 2. *Megacricetodon bavaricus* von Bellenberg 1+2 und von Langenmoosen, vergleichende morphologische Analyse der M_1 nach %-Angaben aus Boon (1991, Tab. 5).

M_1-Anteroconid	Bell. 1	Bell. 2	Lang.
n	38	35	28
einfach (%)	53	57	36
Teilung angedeutet (%)	21	20	21
Teilung deutlich (%)	26	23	43

Tab. 3. *Megacricetodon germanicus* von Edelstetten, Bubenhausen, Betlinshausen und Puttenhausen, vergleichende morphologische Analyse der M_1 nach %-Angaben aus Boon (1991: 44).

M_1-Anteroconid	Edel.	Bub.	Betlins.	Putt.
n	13	44	134	15
einfach (%)	64	88	79	13
geteilt (%)	36	12	21	87

Gattung *Democricetodon* FAHLBUSCH 1964

Democricetodon mutilus FAHLBUSCH 1964

Taf. 7, Fig. 12–15, Taf. 8, Fig. 1–7

Material (Maße siehe Abb. 4):

Engelswies 1
Eng. 1/30–36 7 Einzelzähne

Engelswies 3
Eng. 3/4–6 3 Einzelzähne

Engelswies 4
Eng. 4/1 M^1-Fragm. dext.

Schellenfeld 2
Sch. 2/40–49 10 Einzelzähne

Schellenfeld 3
Sch. 3/45–57 13 Einzelzähne

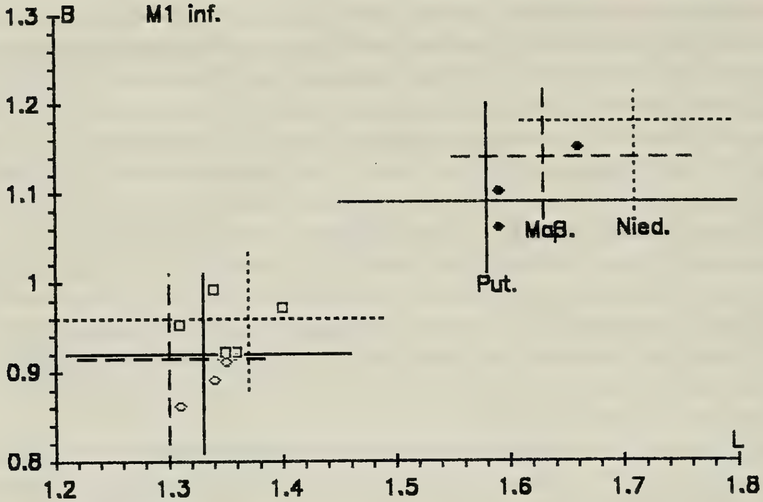
Schellenfeld 4
Sch. 4/50–66 17 Einzelzähne

Democricetodon mutilus, die größere der beiden hier vorkommenden *Democricetodon*-Arten, ist durch den abgesetzten Anteroconus des M^1 und das gestutzte Anteroconid des M_1 charakterisiert. In der süddeutschen OSM ist er bislang in Langenmoosen (locus typicus), Niederaichbach, Maßendorf, Puttenhausen, Sandelzhausen und an acht Fundstellen zwischen Augsburg und Ulm nachgewiesen. Diese Vorkommen decken stratigraphisch den Bereich der Säugetierzonen MN 5 bis MN 6 (untere Hälfte) ab. HEISSIG (1989) führt jüngere Vorkommen von Unterneul 1a, 1c, Ziemetshausen 1b, Gallenbach 2b, Gisseltshausen 1a, 1b und von Laimering 2 an, die stratigraphisch in der oberen Hälfte von MN 6 bzw. in MN 7 anzusiedeln sind. Diese jüngeren Populationen unterscheiden sich von den erstgenannten durch eine weitere Größenzunahme. Die nächst gelegenen westlichen Vorkommen von *D. mutilus* finden wir in mehreren Faunen zwischen Zürich und Bodensee (BOLLIGER 1992) und etwas weiter westlich in der Fauna von Vermes 1 (ENGESSER et al. 1981: 928).

Metrisch liegen die Funde von Engelswies und Schellenfeld in der Variationsbreite von *D. mutilus* von Puttenhausen, dessen Maximalwerte aber nicht erreicht werden. Sie sind auch im Mittel kleiner als bei *D. mutilus* von Maßendorf und von Niederaichbach. Die Funde von Vermes 1 sind meist etwas größer (vgl. ENGESSER et al. 1981: 928). *D. mutilus* aus den sieben Faunen zwischen Zürich und Bodensee (BOLLIGER 1992: 144 f.) ist zum Teil etwas kleiner als hier. Die zwei kleineren M^2 von Martinsbrünneli und der M^1 von Hotwiel sind für *D. mutilus* allerdings viel zu klein. Sie dürften zu *D. gracilis* gehören.

Tab. 4. *Democricetodon mutilus*, vergleichende morphologische Analyse der M1 und M2 (Werte für Langenmoosen und Puttenhausen aus ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986, Tab. 5).

	Eng. 1–3	Schell. 2–4	Lang.	Putt.
M_1-Mesolophid				
fehlt	-	0	0	1
kurz	-	3	3	10
halblang	-	3	8	18
lang	-	0	4	10
M_2-Mesolophid				
fehlt	0	0	0	3
kurz	2	4	2	16
halblang	1	5	12	29
lang	0	0	2	3
M^1-Mesoloph				
fehlt	0	0	0	0
kurz	0	1	1	1
halblang	1	3	9	30
lang	0	0	9	8
M^2-Mesoloph				
fehlt	0	0	0	1
kurz	0	0	1	6
halblang	1	3	9	13
lang	0	3	11	13



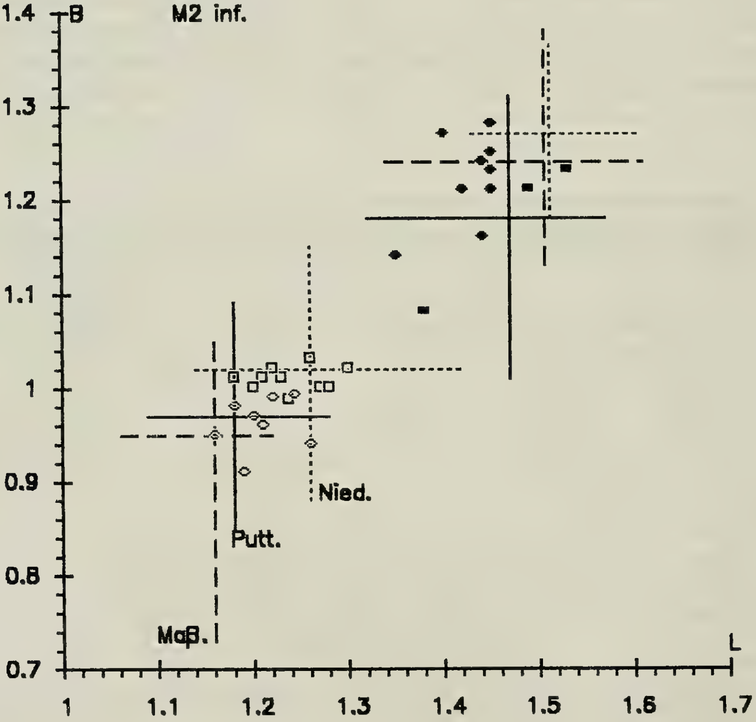


Abb. 4a. *Democricetodon mutilus* und *Democricetodon gracilis*, Längen-Breiten-Diagramme der M_1 und M_2. Puttenhausen nach Werten aus Wu (1982: 39, 47), Maßendorf und Niederaichbach nach Werten aus Schötz (1993: 157, 159).

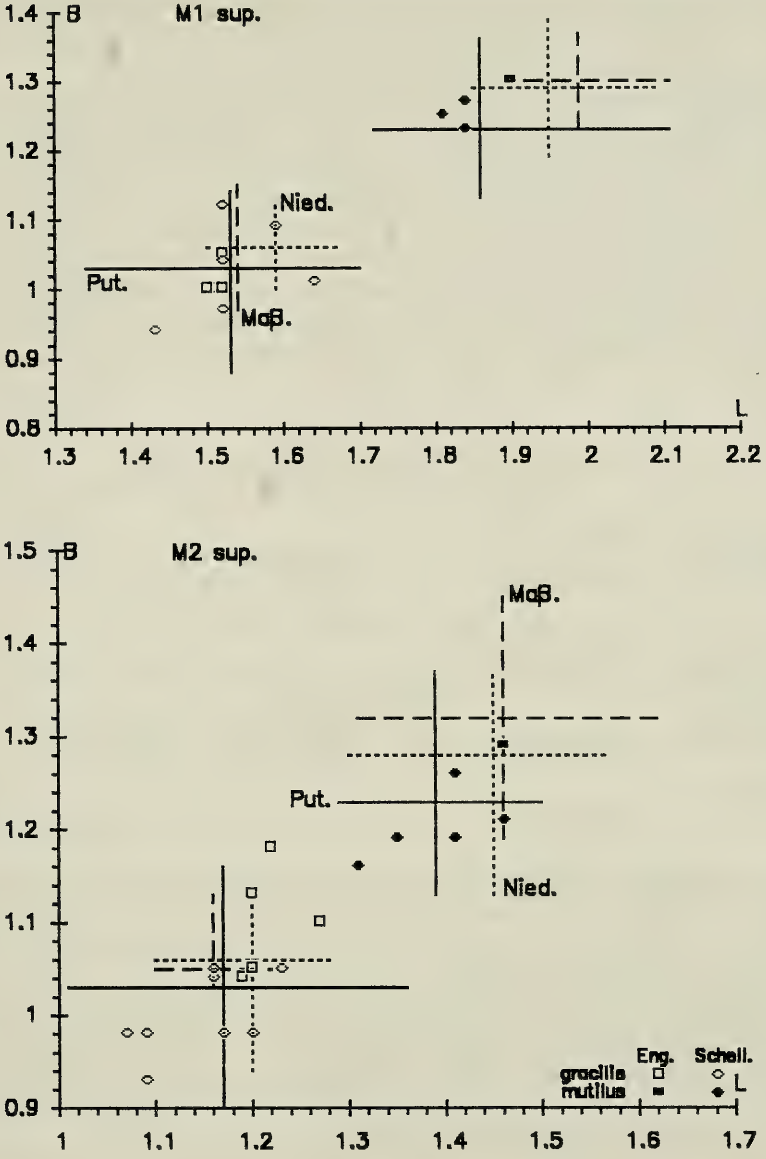


Abb. 4b. *Democricetodon mutilus* und *Democricetodon gracilis,* Längen-Breiten-Diagramme der M^1 und M^2.

Die vorliegenden Stichproben sind durch ein(en) stets kurzen bis halblangen Mesoloph(id) an den M1 und M2 inf. et sup. gekennzeichnet. Lediglich in Schellenfeld 3 (2 von 2) und 4 (1 von 3) gibt es M^2 mit langem Mesoloph.

WU (1982: 49) sieht im Laufe von MN 4 – MN 7 eine Tendenz zur Verlängerung des Mesolophids der M_1. SCHÖTZ (1993: 162) bestätigt anhand der Funde von Niederaichbach und Maßendorf diese Vermutung. Eigene Untersuchungen an den Funden von Langenmoosen und Puttenhausen (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986, Tab. 5) bestätigen dies nur teilweise. Für eine feinstratigraphische Einstufung innerhalb der MN 5-Zone ist die Größe der Zähne und die Mesoloph(-id)-Länge nicht ohne Einschränkung brauchbar. Nach der Länge des Mesoloph(-id)s wären die vorliegenden Funde eher älter als in Langenmoosen. Immerhin sichert *D. mutilus* von Schellenfeld und Engelswies die Einstufung der Faunen in den unteren Teil der MN 5-Zone ab.

Democricetodon gracilis FAHLBUSCH 1964

Taf. 8, Fig. 8–13, Taf. 9, Fig. 4–9

Material (Maße siehe Abb. 4):

Engelswies 1
Eng. 1/37–76 40 Einzelzähne

Engelswies 2
Eng. 2/2 M_2 sin.

Engelswies 3
Eng. 3/7–12 6 Einzelzähne

Schellenfeld 2
Sch. 2/50–76 27 Einzelzähne

Schellenfeld 3
Sch. 3/58–70 13 Einzelzähne

Schellenfeld 4
Sch. 4/67–71 5 Einzelzähne

Dieser sehr kleine Cricetide zeichnet sich durch eine große stratigraphische Reichweite aus. In Süddeutschland tritt er erstmals in der basalen OSM, in der Fauna von Forsthart in Ostbayern auf. In Langenmoosen, Niederaichbach, Maßendorf, Puttenhausen und Sandelzhausen begleitet er wie hier *Democricetodon mutilus.* BOON (1991) stellte sechs weitere Vorkommen zwischen Augsburg und Ulm vor. Den jüngsten Vertreter dieser Art in Süddeutschland finden wir in Laimering 2 (HEISSIG 1989). Die genannten Faunen reichen stratigraphisch von MN 4b bis MN 7. Die nächsten westlichen Vorkommen dieser Art finden wir in Hotwiel, Matt, Martinsbrünneli und in Güntisberg (BOLLIGER 1994).

Die Zähne der vorliegenden Stichproben liegen in der Größenordnung der Funde von Puttenhausen und Niederaichbach und der von BOON vorgestellten Neufunde. Die morphometrischen Veränderungen in der zeitlichen Abfolge der Fundstellen zeigen keinen Trend. Sie spiegeln lediglich die morphometrische Variabilität der Art wider. *Democricetodon gracilis* ist für feinstratigraphische Zwecke wenig brauchbar.

Tab. 5. *Democricetodon gracilis,* vergleichende morphologische Analyse der M1 und M2 (Werte für Niederaichbach und Maßendorf aus SCHÖTZ 1993: 158).

	Eng. 1–3	Schell. 2–4	Nied.	Maß.
M_1-Mesolophid				
fehlt/kurz	-	1	8	6
halblang	5	1	10	12
lang	3	2	12	2
M_2-Mesolophid				
fehlt/kurz	4	5	6	1
halblang	5	2	14	6
lang	2	1	6	8
M^1-Mesoloph				
halblang	1	2	5	0
lang	4	6	16	10
M^2-Mesoloph				
kurz	0	1	0	1
halblang	3	0	5	0

Gattung *Neocometes* SCHAUB & ZAPFE 1953

Neocometes similis FAHLBUSCH 1966 seu *brunonis* SCHAUB & ZAPFE 1953

Taf. 9 Fig., 10–12

Material und Maße:

Neocometes aff. *brunonis* SCHAUB & ZAPFE 1953

Schellenfeld 2

Sch. 2/77	M_1 dext. 2,24x1,19
Sch. 2/78	M_2 dext. 1,71x1,33

Neocometes similis FAHLBUSCH 1966 seu *brunonis* SCHAUB & ZAPFE 1953

Schellenfeld 3

Sch. 3/71	M^2 dext. 1,54x1,30

Am diagnostisch wichtigen M_1 ist das Anterolophid weitgehend vollständig. Es ist lediglich lingual zweifach gekerbt. Der vordere Quersporn ist oberflächlich zweifach gekerbt. Morphologisch paßt dieser Zahn zu *Neocometes similis* von Erkertshofen 1. Er entspricht dem Morphotyp A sensu FEJFAR (1974: 112, siehe auch SCHÖTZ 1981: 100, Abb. 7), der die gesamte *similis*-Population von Erkertshofen 1 kennzeichnet, aber auch noch bei 40% der *brunonis*-Population von Neudorf ausgeprägt ist. Beide Exemplare von Schellenfeld 2 sind deutlich größer als *N. similis* von Erkertshofen 1 und aus der bayerischen OSM von Maßendorf, Schönenberg und Undorf. Der M_1 ist für *N. brunonis* etwas schmal. Beide Funde werden als *Neocometes* aff. *brunonis* bestimmt.

Der M^2 von Schellenfeld 3 liegt metrisch genau zwischen *N. similis* und *brunonis* (vgl. SCHÖTZ 1981, Abb. 6) und kann nur als *Neocometes similis* seu *brunonis* bestimmt werden.

Nach dem Alter der Faunen wäre *N. similis* zu erwarten. Da sich aber *brunonis* sukzessive aus *similis* entwickelt, sind auch in älteren Stichproben immer einige *brunonis*-Morphotypen enthalten. Einzelfunde sind daher nicht immer sicher bestimmbar und stratigraphisch nur bedingt brauchbar.

Lagomorpha Brandt 1855
Ochotonidae Thomas 1897

Die Pfeifhasen sind in miozänen Faunen im allgemeinen recht zahlreich vertreten. In den Faunulae von Engelswies fehlen sie ganz. In Schellenfeld 2–4 sind sie sehr spärlich und meist in bruchstückhafter Erhaltung überliefert. Im Materialnachweis sind die bestimmbaren Zähne aufgeführt, nicht die losen Pfeiler der M inf.-Bruchstücke.

Gattung *Prolagus* Pomel 1853

Prolagus aff. *oeningensis* (Koenig 1825)

Material:

Schellenfeld 2	
Sch. 2/91, 93, 97	P^2, P^4, M_2
Schellenfeld 3	
Sch. 3/81–82, 84–88	2 P_3, 2 P^2, D^2, 2 M^1
Schellenfeld 4	
Sch. 4/95–98	P^2, 2 P^3, M_2

Nur in der Fauna von Schellenfeld 3 gibt es zwei P_3, die das für *Prolagus oeningensis* charakteristische, bis an den distalen Zahnrand reichende Anterosinusid zeigen.

Am M_2 ist der dritte Lobus queroval.

Beim P^2 ist das Innenelement dreieckig und größer als das Mittelelement, der Innensinus schneidet tief ein.

Die beiden P^3 haben einen relativ tiefen Innensinus. Dies gilt als primitives Merkmal, das *Pr. vasconiensis* kennzeichnet und bei *Pr. oeningensis* in der Regel nicht mehr vorkommt.

In allen drei Faunulae sind aber typische *oeningensis*-Zähne vorhanden, so daß zumindest die Determination *Prolagus* aff. *oeningensis* zutrifft.

Gattung *Lagopsis* Schlosser 1884

Lagopsis sp.

Material:

Schellenfeld 2	Sch. 2/92, 94	2P^3

Zwei fragmentäre P^3 mit seichtem Innensinus und nicht labiad gebogenem, sondern geradem Mittelelement werden als *Lagopsis* sp. bestimmt. In der Größe passen sie gut zu *Lagopsis verus* vom Steinberg, wie der unmittelbare Vergleich zeigt, so daß die Zugehörigkeit zum älteren *Lagopsis penai* eher unwahrscheinlich ist.

3. Diskussion und Ergebnisse

Vergleich der Kleinsäugerfaunen von Engelswies und Schellenfeld

Faunen, die alle als isolierte Zähne überliefert sind, ist die absolute Dominanz der Rodentier gemein. In den Faunen von Engelswies 1 und von Schellenfeld 2–4 stellen sie jeweils über 90% der Kleinsäugetiere. Die Faunulae von Engelswies 2–4 beinhalten ausschließlich Nagetiere. Insektenfresser und Pfeifhasen sind nur von marginaler Bedeutung. Unter den Nagern machen in allen Fällen allein die Hamster rund 2/3 der Gesamtfauna aus. Die Eomyiden spielen keine nennenswerte Rolle. Die Feststellung von Altersunterschieden zwischen den Faunen von Engelswies 1 und Schellenfeld und die feinstratigraphische Einstufung der wenigen Funde von Engelswies 2–4 ist aufgrund der geringen Fundzahlen nicht möglich. Die unmittelbare Superposition der Fundschichten berechtigt aber zu dem Schluß, daß die Altersunterschiede sehr gering sind. Sie dürften mit den üblichen biostratigraphischen Methoden auch bei größeren Fundzahlen nicht faßbar sein. Für alle vorliegenden Faunen ist die Zugehörigkeit zur gleichen MN-Zone als sicher anzunehmen.

Einige Unterschiede in der Zusammensetzung der Faunen von Engelswies 1 und Schellenfeld 2–4 seien angesprochen. In Schellenfeld 2 machen die Sciuriden rund ein Viertel der Fauna aus und sind damit wesentlich stärker vertreten als in den anderen Faunen. In Schellenfeld 4 dagegen sind die Gliriden mit knapp einem Viertel Anteil an der Gesamtfauna die zweitstärkste Gruppe. In Schellenfeld 3 und 4 fällt bei den Cricetiden die Dominanz von *Megacricetodon* auf. In Schellenfeld 2 und insbesondere in Engelswies 1 dominiert *Democricetodon gracilis* die Cricetidenfauna. Bei den Gliriden ist das überwiegende Vorkommen von *Bransatoglis* in Schellenfeld 2 und jenem von *Miodyromys* in Schellenfeld 4 erwähnenswert.

Unter den Einzelfunden von Engelswies 2–4 findet sich keine Art, die in den umfangreicheren Faunen nicht auch vorkommt.

Das Alter der Faunen

Im folgenden werden die stratigraphischen Reichweiten der einzelnen Arten diskutiert.

Die Erinaceiden sind hier durch Vertreter der Entwicklungslinie *Galerix symeonidisi – exilis* spärlich repräsentiert. *G. symeonidisi*, die ältere Art, ist in den Faunen von Petersbuch 2, Erkertshofen 1+2 sowie in der basalen OSM von Rauscheröd, Rembach und Forsthart zahlreich belegt. Alle sind in MN 4 eingestuft (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986: 10 ff.). In Rembach zeichnet sich mit *G.* aff. *symeonidisi* bereits der Übergang zu *G. exilis* ab. SCHÖTZ (1988) wies *G.* aff. *symeonidisi* in Niederaichbach (MN 5) nach. In Puttenhausen (MN 5) ist mit *G.* aff. *exilis* bereits eine modernere Übergangsform belegt. Sicher ist *Galerix exilis* am Steinberg und Goldberg (MN 6) sehr zahlreich nachgewiesen. Die Determinationen der vorliegenden Erinaceiden stehen wegen geringer Fundzahlen und aufgrund des Fehlens diagnostisch relevanter Funde auf schwachem Fundament. Bei günstigeren Fundverhältnissen könnten sich die Verhältnisse zu Gunsten *G. exilis* oder *G. symeonidisi* verschieben. Immerhin lassen sich die Faunen aufgrund der Erinaceiden mit Vorbehalt stratigraphisch auf MN 5–6, eher MN 5, einengen.

Plesiodimylus chantrei ist eine sehr langlebige Art und stratigraphisch unbrauchbar. Die Gültigkeit von *Plesiodimylus huerzeleri* (locus typicus Wintershof-West) ist umstritten.

Tab. 6. Faunenlisten von Engelswies 1–4 und von Schellenfeld 2–4, Anzahl der Zähne.

Taxon	Eng. 1	Sch. 2	Sch. 3	Sch. 4
Erinaceidae				
Galerix symeonidisi				4
Galerix aff. *exilis*	3	1	1 sp.	
Dimylidae				
Plesiodimylus huerzeleri seu *chantrei*	4		1	
Soricidae				
Florinia stehlini		1	1	
Sciuridae				
Spermophilinus aff. *bredai*	8	12	2	1
Palaeosciurus sutteri	3	8	1	2
?*Miopetaurista* cf. *dehmi*	1	2		
Heteroxerus cf. *rubricati*		1	5	3
?*Blackia* sp.				1
Gliridae				
Bransatoglis cadeoti	1 cf.	7		
Miodyromys sp. 1	2	3	5	16
Miodyromys sp. 2				1
Miodyromys sp. 3				4
Pseudodryomys ibericus			3	
Glirulus aff. *conjunctus*	4	1		1
Microdyromys praemurinus seu *miocaenicus*		1	1	1
Eomyidae				
Keramidomys thaleri	2			
K. thaleri seu *carpathicus*			1	
Cricetidae				
Eumyarion cf. *weinfurteri*	2			
Eumyarion weinfurteri-bifidus		5	5	1
Megacricetodon aff. *bavaricus*	6	9	27	36
Democricetodon mutilus	7	10	13	17
Democricetodon gracilis	40	27	13	5
Neocometes similis seu brunonis			1	
Neocometes aff. *brunonis*		2		
Ochotonidae				
Prolagus aff. *oeningensis*		3	7	4
Lagopsis sp.		2		

Engelswies 2: *Megacricetodon bavaricus, Democricetodon gracilis*

Engelswies 3: *Keramidomys thaleri* s. *carpathicus, Eumyarion weinfurteri, Megacricetodon bavaricus, Democricetodon mutilus, Democricetodon gracilis*

Engelswies 4: *Democricetodon mutilus*

Florinia stehlini ist bislang in Wintershof-West (locus typicus), Petersbuch 2, Erkertshofen 2 und in Rauscheröd und damit in MN 3 – MN 4 nachgewiesen (Ziegler 1989, Ziegler & Fahlbusch 1986). Die spärlichen Nachweise von Schellenfeld 2 und 3, deren Bestimmung nicht ohne Vorbehalt gilt, können als altertümliche Faunenelemente gewertet werden.

Spermophilinus aff. *bredai* aus den vorliegenden Faunen paßt metrisch zu den gleichartigen Populationen aus dem unteren Teil der süddeutschen OSM und ist kleiner als *Spermophilinus bredai* von Sansan, La Grive und Anwil. Das Vorkommen von *Spermophilinus* aff. *bredai* bedeutet MN 6 als Obergrenze. Die Vorkommen in der Ostschweiz sind nicht jünger als MN 5/6 (Fauna von Matt, Uerikon, BOLLIGER 1992: 94).

Palaeosciurus sutteri ist in Süddeutschland bislang in Forsthart, Langenmoosen und Puttenhausen (MN 4b – MN5) nachgewiesen. Die neueren Nachweise dieser Art in sechs Faunen zwischen Augsburg und Ulm verschieben die Obergrenze bis MN 6 (BOON 1991). In der Fauna von Vermes 1 (MN 5) kommt er ebenfalls vor.

Heteroxerus und *Blackia* sind stratigraphisch nicht verwertbar.

Unter den Gliriden sind *Bransatoglis, Glirulus* und *Microdyromys* bei hinreichenden Fundzahlen durchaus stratigraphisch aussagekräftig. Das Vorkommen von *Bransatoglis cadeoti* bedeutet nach dem jüngsten Vorkommen in Sandelzhausen ein Mindestalter von MN 5, gemäß der neuen Einstufung dieser Fauna durch HEISSIG (mündl.). *B. cadeoti* ist in der Ostschweiz nur in MN 5-Faunen (Vermes 1, Martinsbünneli und Güntisberg) vertreten (ENGESSER et al. 1981, BOLLIGER 1994, Tab. 19).

Miodyromys sp. 1 macht einen primitiven, weil gratarmen Eindruck. Da diese Form aber nicht in eine etablierte Entwicklungslinie eingeordnet werden kann, ist sie biostratigraphisch nicht nutzbar.

Pseudodryomys ibericus ist in der OSM bislang in Rembach, Rauscheröd (beide MN 4) und in Schönenberg (MN 5) nachgewiesen. Die Nachweise dieser Art in Buchberg und Jona-Tägernaustraße in der Ostschweiz datieren in MN 4 (BOLLIGER 1994: 119). Diese Art gilt als altes Faunenelement in Schellenfeld 3.

Glirulus conjunctus ist in der OSM von MN 5 (Adelschlag, Eitensheim) bis MN 9 (z. B. Hammerschmiede) nachgewiesen (MAYR 1979: 275). Er entwickelte sich aus *Gl. diremptus,* der bisher am locus typicus, Erkertshofen 1, in Forsthart (beide MN 4) und in Puttenhausen (MN 5) belegt ist. *Glirulus* aff. *conjunctus* von Engelswies 1 ist eine Übergangsform zwischen beiden Arten. Aufgrund der geringen Fundzahl kann er nicht als Indiz für ein geringeres Alter als das von Puttenhausen gelten. Weitere Funde könnten die Stichprobe in Richtung *Gl. diremptus* verändern.

Ebenso verhält es sich mit *Microdyromys praemurinus/miocaenicus.* Im Verlauf von MN 5 vollzieht sich der Übergang zwischen beiden Arten. In der Fauna von Puttenhausen (MN 5) ist *M. miocaenicus* bereits zahlreich dokumentiert.

Keramidomys thaleri ist bislang aus den Faunen von Vieux Collonges (locus typicus), Vermes 1, Langenmoosen, Maßendorf, Niederaichbach und Franzensbad (MN 4–5) bekannt (ENGESSER 1981: 931, Fußnote). FAHLBUSCH (1975) und SCHÖTZ (1979) bestimmten die OSM-Funde als zu *K. carpathicus* gehörig, der in Neudorf a. d. March (locus typicus) sicher vorkommt (SCHAUB & ZAPFE 1953). In Puttenhausen (MN 5) liegt ebenfalls *K. carpathicus* vor (FAHLBUSCH & WU 1981). Die vorliegenden *Keramidomys*-Funde lassen unter Berücksichtigung der Unsicherheit bei der Artbestimmung die Einstufung in MN 5–6 zu. MN 4 kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden, da *Keramidomys* in süddeutschen Faunen dieses Alters noch nicht vorkommt.

Eumyarion weinfurteri und ihm nahestehende Formen gibt es in der OSM zwischen MN 4 bis MN 7. *E. bifidus* gibt es erst ab MN 5. *Eumyarion* ist hier für eine feinstratigraphische Einstufung ungeeignet.

Die stratigraphisch wertvollste Art in den vorliegenden Faunen und zwingender Hinweis auf die Einstufung in den unteren Teil der MN 5-Zone liefert *Megacricetodon bavaricus.* Der ältere *M.* aff. *collongensis* von Rauscheröd, Rembach und

Forsthart (alle MN 4b) ist deutlich kleiner. *Megacricetodon germanicus* von Puttenhausen ist überwiegend größer. Die vorliegenden Funde gestatten die Aussage, daß die Faunen von Engelswies 1 und Schellenfeld 2–4 mit Sicherheit jünger als MN 4b und älter als die Fauna von Puttenhausen sind. Sie liegen metrisch in der oberen Hälfte der Variationsbreite von *M. bavaricus* von Langenmoosen und signalisieren ein etwas geringeres Alter als diese Fauna. Eine Einstufung in den unteren Teil von MN 5, näher bei Langenmoosen als bei Puttenhausen, gilt als gesichert. Die Fauna von Buchberg stuft Bolliger 1992, Tab. 19 und 21 in MN 4 ein, 1994, Tab. 2 in MN 5 „a". Aufgrund der Größe der Zähne dürfte dort *M.* aff. *collongensis* vorkommen, und nicht *M. bavaricus.* Dies würde zur Einstufung der Fauna in MN 4 passen.

Mit *Democricetodon mutilus* läßt sich für Süddeutschland als Untergrenze MN 5 angeben. Aufgrund der ausschließlichen bzw. fast ausschließlichen Ausbildung eines kurzen bis halblangen Mesoloph(-id)s an den M1 und M2 zeigt sich *D. mutilus* der vorliegenden Faunen primitiver als jener von Puttenhausen und von Sandelzhausen. Metrisch sind in diesem Bereich keine auffälligen Unterschiede auszumachen. *Democricetodon mutilus* kann hier ebenfalls als Indiz für die Einstufung in den unteren Teil von MN 5 gelten.

Democricetodon gracilis ist unter den Cricetiden ein ausgesprochener Durchläufer. In Süddeutschland ist er erstmals und sehr zahlreich in Forsthart nachweisbar. Heissig (1989: 250) berichtet, daß diese Art im Laufe der Zeit keine Veränderungen zeigt und noch in Steinheim (MN 7) vorkommt.

Die drei *Neocometes*-Funde sind stratigraphisch nicht genau einzuordnen. Für *N.* aff. *brunonis* von Schellenfeld 2 ist MN 6 nicht auszuschließen. *Neocometes* von Schellenfeld 3 läßt nur die Einstufung MN 4–6 zu.

Prolagus oeningensis kommt in der ganzen Oberen Süßwasser-Molasse vor. Die vorliegenden Funde sind, abgesehen von zwei primitiveren P^3, nicht von den *oeningensis*-Zähnen vom Steinberg zu unterscheiden. Bei *Lagopsis* ist erhaltungsbedingt die Art nicht bestimmbar.

Unter Berücksichtigung aller stratigraphisch relevanten Arten gilt die Einstufung der Faunen von Engelswies 1 und von Schellenfeld 2–4 in das obere Orleanium, den unteren Teil der Säugetierzone MN 5, entsprechend dem Karpatium der Paratethys-Gliederung, als gesichert. Der Artenbestand und die Entwicklungshöhe einzelner Arten machen deutlich, daß sie einerseits jünger als die Faunen von Rembach, Rauscheröd und Forsthart sind, andererseits aber älter als jene von Puttenhausen. Für die Einzelfunde von Engelswies 2–4 gilt aufgrund der unmittelbaren Superposition das gleiche Alter. Dies läßt sich faunistisch aber nicht sicher belegen.

4. Literatur

Abusch-Siewert, S. (1983): Gebißmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, **62**, 361 S., 105 Abb., 20 Taf.; Frankfurt a. M.

Baudelot, S. (1972). Études des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). – Thèse Université Toulouse, **496**, 364 + XVI S., 90 Abb., 32 Tab., 16 Taf.; Toulouse.

Bolliger, T. (1992): Kleinsäugerstratigraphie in der miozänen Hörnlischüttung (Ostschweiz). – Documenta naturae, **75**, 296 S., 106 Abb., 23 Tab.; München.

— (1994): Die Obere Süßwassermolasse in Bayern und der Ostschweiz: bio- und lithostratigraphische Korrelationen. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **34**: 109—144, 11 Abb., 6 Tab.; München.

Boon, E. (1991): Die Cricetiden und Sciuriden der Oberen Süßwasser-Molasse von Bayerisch-Schwaben und ihre stratigraphische Bedeutung. — Diss. Univ. München (Fotodruck), 143 S., 33 Abb., 18 Tab., 7 Taf.; München.

Bruijn, H. de, Sarac, G. (1991): Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part I. The genus *Eumyarion*. — Proc. kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. B, **94/1**: 1—36, 4 Abb., 19 Taf.; Amsterdam.

Bruijn, H. de, R. Daams, G., Daxner-Höck, V. Fahlbusch, L. Ginsburg, P. Mein & J. Morales (1992): Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. — Newsl. Stratigr., **26**(2/3): 65—118, 12 Tab., 3 App.; Berlin & Stuttgart.

Cuenca Bescos, G. (1988): Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Rambliense en la fosa de Calatayud-Montalbán. — Scripta Geologica, **87**, 116 S., 69 Abb., 7 Taf.; Leiden.

Daxner-Höck, G. & Bruijn, H. de (1981): Gliridae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). — Paläont. Z., **55**: 157—172, 6 Abb.; Stuttgart.

Engel, Th. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl., 645 S., 265 Abb., 5 Profile, 1 Kt., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Engesser, B., Matter, A. & Weidmann, M. (1981): Stratigraphie und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura). — Eclogae geol. Helv., **74**: 893—952, 28 Abb., 1 Tab.; Basel.

Fahlbusch, V. (1966): Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der mittelmiozänen Spaltenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **6**: 109—131, 6 Abb., 1 Taf.; München.

— (1975): Die Eomyiden (Rodentia, Mammalia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. — Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **15**: 63—90, 11 Abb., 1 Tab.; München.

Fahlbusch, V. & Wu, Wenyu (1981): Puttenhausen: Eine neue Kleinsäuger-Fauna aus der Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. — Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 115—119; München.

Fejfar, O. (1974): Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. — Palaeontographica, A, **146**: 100—180, 35 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

Fraas, E. (1910): Der Petrefaktensammler. 312 S., 139 Abb., 72 Taf.; Stuttgart (K. G. Lutz).

Golwer, A. (1978) mit Beitr. von U. Körner, E. Villinger & J. Werner: Geologische Karte von Baden-Württemberg 1:25000. Erläuterungen zu Blatt 7821 Veringenstadt. 151 S., 9 Abb., 5 Beil., 8 Taf.; Stuttgart.

Hahn, W. (1968) mit Beitr. von W. Käss & J. Werner: Geologische Karte von Baden-Württemberg 1:25000. Erläuterungen zu Blatt 7920 Leibertingen. 106 S., 12 Abb., 1 Beil., 8 Taf.; Stuttgart.

Heissig, K: (1989): Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der Mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. — Geologica Bavarica, **94**: 239—257, 5 Abb.; München:

Hugueney, M., Mein, P. (1968): Les Eomidés (Mammalia, Rodentia) néogènes de la région lyonnaise. — Geobios, **1**: 187—203, 1 Taf.; Lyon.

Klähn, H. (1922): Die badischen Mastodonten und ihre süddeutschen Verwandten. 134 S., 31 Abb., 1 Tab.; Berlin (Borntraeger).

— (1924): Über einige säugerführende Vorkommnisse in der Molasse Badens. — N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beil.-Bd., **50**: 335—363; Stuttgart.

— (1925): Die Säuger des Badischen Miozäns. — Palaeontographica, **66**: 163—242, 1 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

— (1926): Vergleichende paläolimnologische, sedimentpetrographische und tektonische Untersuchungen an miozänen Seen der Schwäbischen Alb. — N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beil.-Bd., **55**: 274—428; Stuttgart.

Mayr, H. (1979): Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. — Diss. Univ. München (Photodruck), 380 S., 18 Taf.; München.

Mein, P. (1958): Les mammifères de la Faune sidérolithique de Vieux-Collonges. — Nouv. Arch. Mus. Nat. Lyon, **5**, 122 S., 172 Abb.; Lyon.

– (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – Report on Activity of the R. C. M. N. S. Working groups (1971–1975): 78–81, 1 Tab.; Bratislava.

Müller, A. (1967): Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F. **129**, 93 S., 19 Abb., 42 Tab., 3 Taf.; München.

Pretzmann, G. (1987): Versuch einer historischen Deutung des Verbreitungsbildes der mediterranen und europäischen Süßwasserdecapoden. – Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, **196**: 1–9, 4 Abb.; Wien.

Quenstedt, F. A. (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., 1239 S., 443 Abb., 98 Taf.; Tübingen (H. Laupp).

Rutte, E. (1953): Die Algenkalke aus dem Miozän von Engelswies in Baden. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **98**: 149–174, 3 Taf.; Stuttgart.

Schaub, S. & Zapfe, H. (1953): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March. (CSSR). Simplicidentata. – Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, **162**(3): 181–215, 5 Abb., 3 Taf.; Wien.

Schötz, M. (1981): Erste Funde von *Neocometes* (Rodentia, Mammalia) aus der Molasse Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 97–114, 8 Abb., 1 Taf.; München.

– (1985): Die Dimyliden (Mammalia, Insectivora) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 95–130, 20 Abb.; München.

– (1988): Die Erinaceiden (Mammalia, Insectivora) aus Niederaichbach und Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **28**: 65–87, 17 Abb.; München.

– (1989): Die *Plesiosorex*-Funde aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 141–157, 9 Abb.; München.

– (1993): Zwei Hamsterfaunen (Rodentia, Mammalia) aus der niederbayerischen Molasse. – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., **33**: 155–193, 9 Abb., 9 Taf.; München.

Schweigert, G. (1992): Die untermiozäne Flora (Karpatium, MN 5) des Süßwasserkalks von Engelswies bei Meßkirch (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **188**, 55 S., 5 Abb., 7 Taf.; Stuttgart.

Stehlin, H. G. & Schaub, S. (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweizer palaeont. Abh., **67**, 385 S., 620 Abb., Basel.

Tobien, H. (1963): Zur Gebißentwicklung tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas. – Notizbl. Hess. L.-Amt Bodenforsch., **91**: 16–35, 14 Abb., 1 Tab.; Wiesbaden.

Wu, W. (1982): Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Zitteliana, **9**: 37–80, 16 Abb., 3 Tab., 3 Taf.; München.

– (1990): Die Gliriden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **30**: 65–105, 9 Abb., 5 Taf.; München.

– (1993): Neue Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus untermiozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. – Documenta naturae, **81**, 149 S., 19 Abb., 11 Tab., 9 Taf.; München.

Ziegler, R. (1983): Odontologische und osteologische Untersuchungen an *Galerix exilis* (Blainville) (Mammalia, Erinaceidae) aus den miozänen Ablagerungen von Steinberg und Goldberg im Nördlinger Ries (Süddeutschland). – Diss. Univ. München (Fotodruck), 244 S., 189 Abb., 57 Tab.; 15 Taf.; München.

– (1989): Heterosoricidae und Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **154**, 73 S., 9 Abb., 6 TAb., 6 Taf.; Stuttgart.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana, **14**: 3–80, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

Anschrift des Verfassers:
Dr. R. ZIEGLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Alle Zähne, außer Tafel 1, Fig. 1, sind in Kauflächenansicht abgebildet.

Engelswies 1

Fig. 1. *Galerix* aff. *exilis* (BLAINVILLE), P_4 dext., lingual, Eng. 1/1
Fig. 2. *Plesiodimylus chantrei* seu *huerzeleri,* M_1 dext., Eng. 1/4
Fig. 3. *Plesiodimylus chantrei* seu *huerzeleri,* M^2 sin., Eng. 1/6

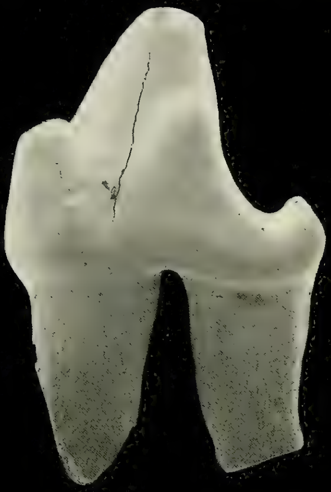
Schellenfeld 3

Fig. 4. *Florinia stehlini* (DOBEN-FLORIN), M_1 sin., Sch. 3/3

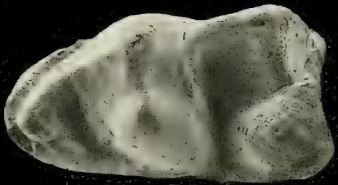
Spermophilus aff. *bredai* (H. v. MEYER)

Fig. 5. D^4 sin., Engelswies 1, Eng. 1/12
Fig. 6. $M^{1/2}$ sin., Engelswies 1, Eng. 1/14
Fig. 7. M^3 sin., Engelswies 1, Eng. 1/16
Fig. 8. P^4 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/8
Fig. 9. P_4 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/3
Fig. 10. M_2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/6

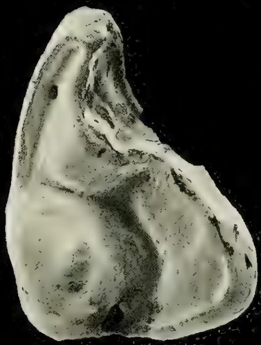
Alle Fig. ca. x20.



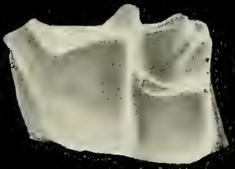
1



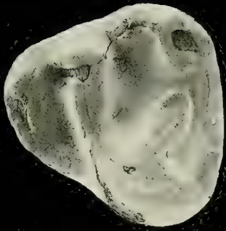
2



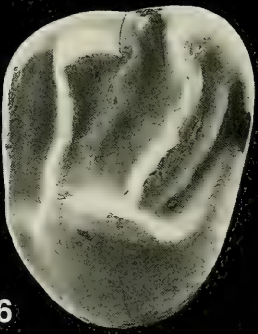
3



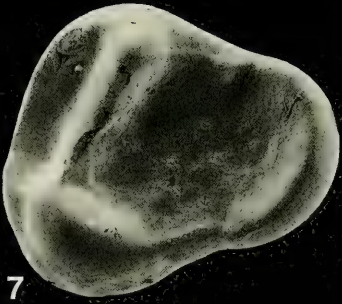
4



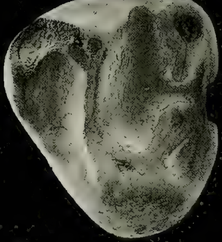
5



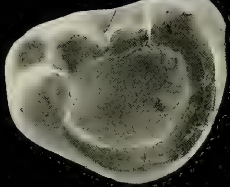
6



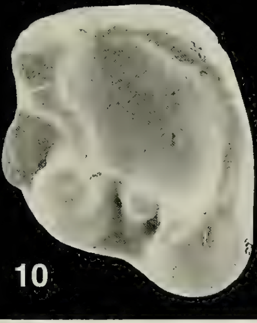
7



8



9



10

Tafel 2

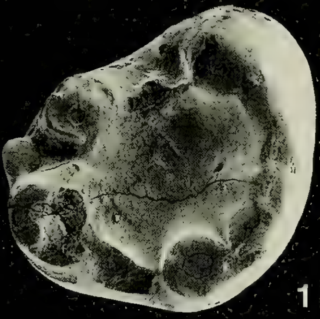
Palaeosciurus sutteri Ziegler & Fahlbusch

Fig. 1. P_4 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/15
Fig. 2. M_1 sin., Engelswies 1, Eng. 1/19
Fig. 3. M_2 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/18
Fig. 4. M_3 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/8
Fig. 5. $M^{1/2}$ dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/21

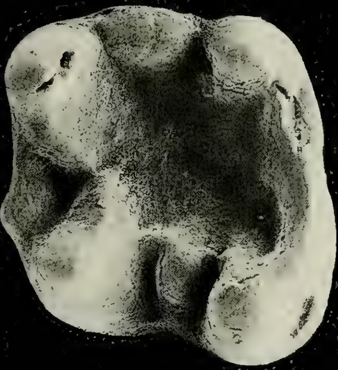
Heteroxerus aff. *rubricati* Crusafont, Villalta & Truyols

Fig. 6. M_1 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/8
Fig. 7. M_3 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/9

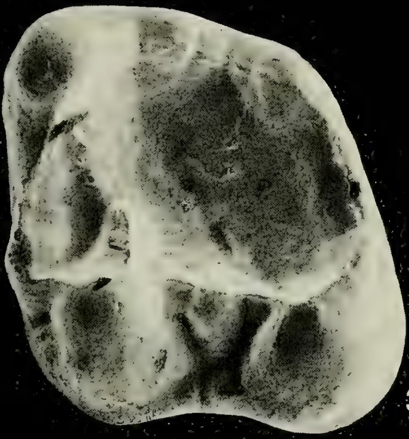
Alle Fig. ca. x20.



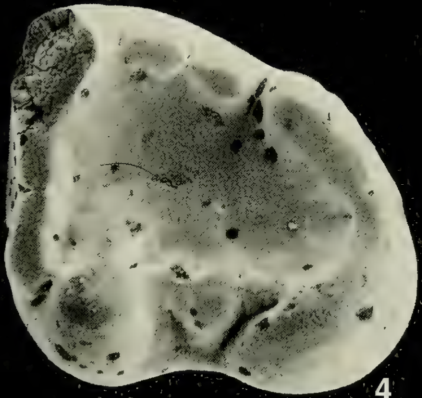
1



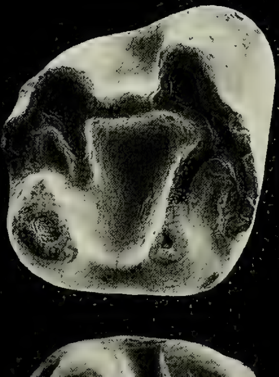
2



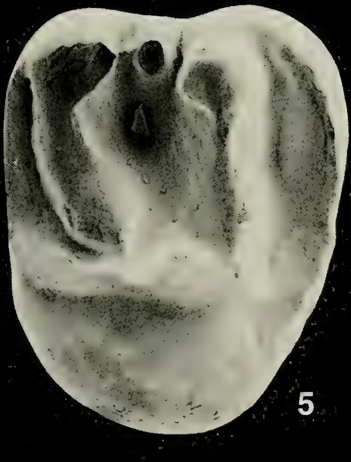
3



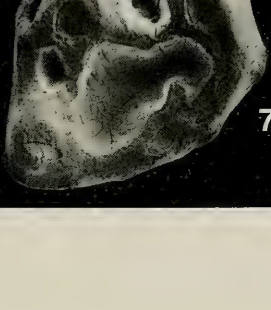
4



6



5



7

Tafel 3

Heteroxerus aff. *rubricati* CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS

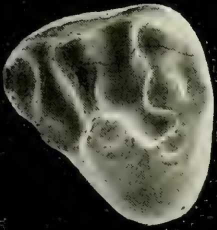
Fig. 1. D/P^4 sin., Schellenfeld 3, Sch. 3/11
Fig. 2. $M^{1/2}$ sin., Schellenfeld 3, Sch. 3/12
Fig. 3. $M^{1/2}$ sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/10

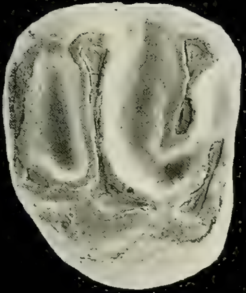
Fig. 1–3 ca. x20.

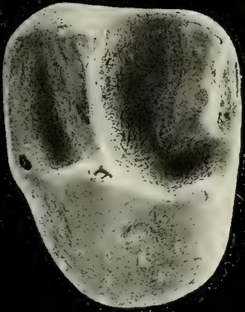
Bransatoglis cadeoti BULOT 1978

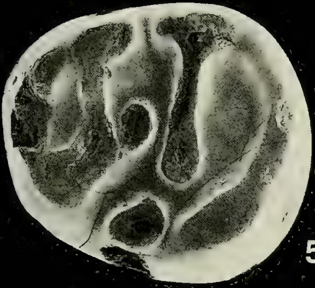
Fig. 4. M_3 dext., cf. *cadeoti,* Engelswies 1, Eng. 1/81
Fig. 5. P_4 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/80
Fig. 6. M^1 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/83
Fig. 7. M^2 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/85
Fig. 8. M^3 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/86

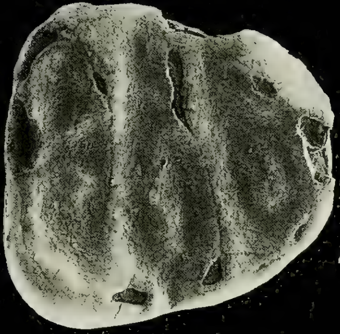
Fig. 4–8 ca. x25.

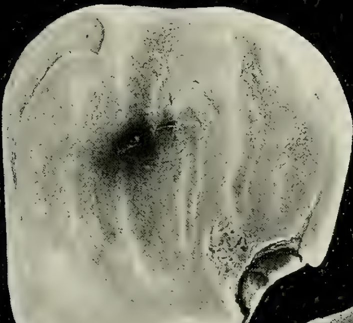

1

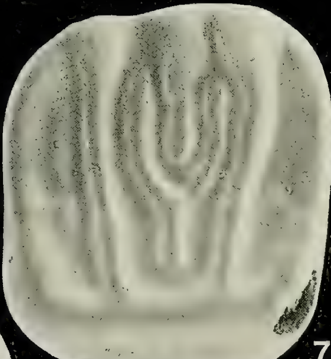

2

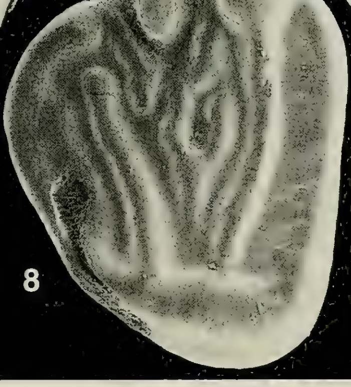

3


5


4


6


7


8

Tafel 4

Miodyromys sp. 1

Fig. 1. P_4 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/72
Fig. 2. M_1 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/80
Fig. 3. M_2 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/86
Fig. 4. M_3 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/90
Fig. 5. P^4 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/89
Fig. 6. M^1 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/90
Fig. 7. M^2 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/92
Fig. 8. M^3 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/93

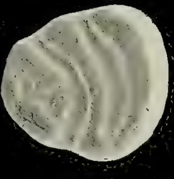
Miodyromys sp. 2

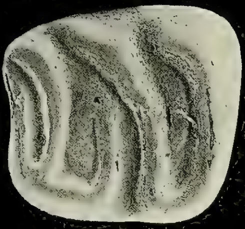
Fig. 9. M_1 sin., Schellenfeld 2, Sch. 4/79

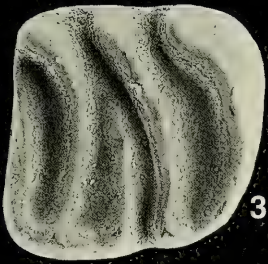
Miodyromys sp. 3

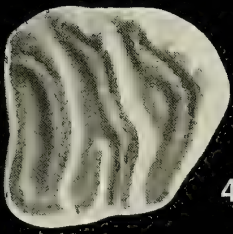
Fig. 10. P_4 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/77
Fig. 11. M_2 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/87
Fig. 12. M_2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/89

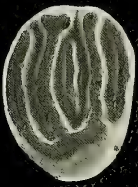
Alle Fig. ca. x25.

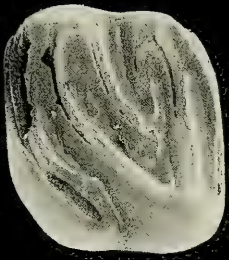

1

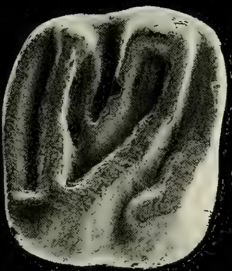

2

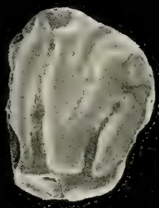

3

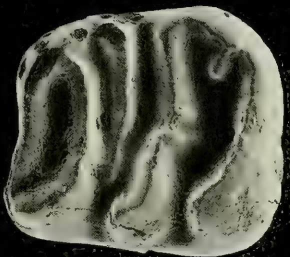

4

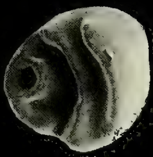

5

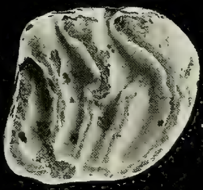

6

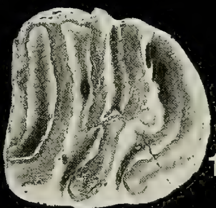

7


8


9


10


11


12

Tafel 5

Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN

Fig. 1. M_2 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/75
Fig. 2. M_3 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/79

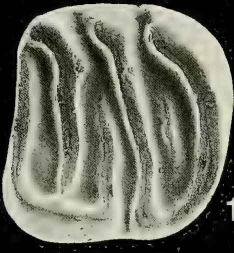
Glirulus aff. *conjunctus* (MAYR)

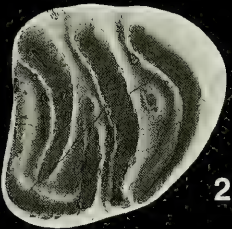
Fig. 3. P_4 sin., Engelswies 1, Eng. 1/77
Fig. 4. M_2 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/79
Fig. 5. M_3 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/72
Fig. 6. M^1 dext., Engelswies 1, Eng. 1/79
Fig. 7. M^2 sin., Engelswies 1, Eng. 1/80

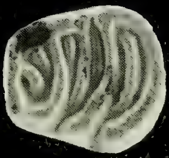
Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG) seu *miocaenicus* (BAUDELOT)

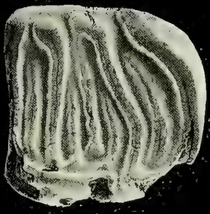
Fig. 8. M_3 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/88
Fig. 9. M_3 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/80
Fig. 10. M^2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/73

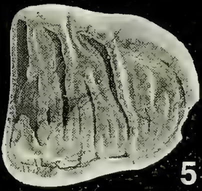
Alle Fig. ca. x25.

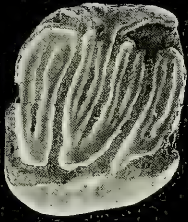

1

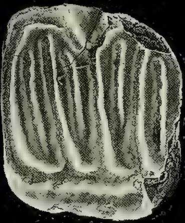

2

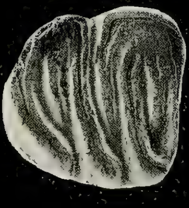

3

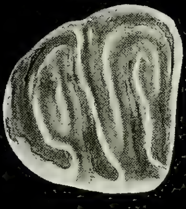

4

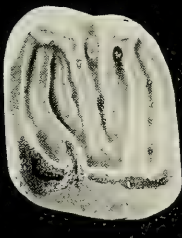

5


6


7


8


9


10

Tafel 6

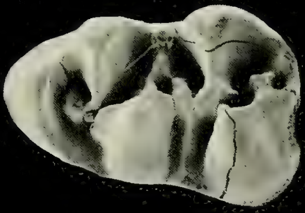
Eumyarion cf. *weinfurteri* (SCHAUB & ZAPFE)

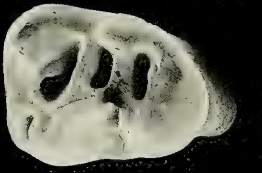
Fig. 1. M^2 sin., Engelswies 1, Eng. 1/23

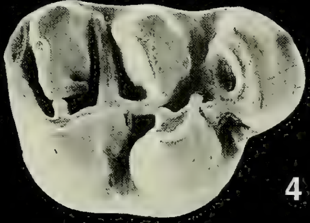
Eumyarion weinfurteri (SCHAUB & ZAPFE) – *bifidus* (FAHLBUSCH)

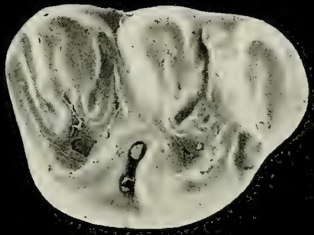
Fig. 2. M$_1$ sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/26
Fig. 3. M$_3$ sin., Schellenfeld 3, Sch. 3/14
Fig. 4. M^1 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/28
Fig. 5. M^1 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/15
Fig. 6. M^2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/13
Fig. 7. M^2 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/17
Fig. 8. M^3 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/30

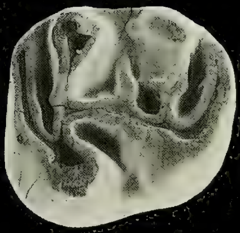
Alle Fig. x20.

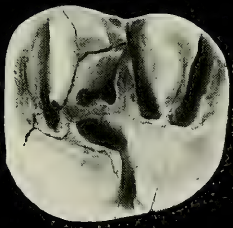

2

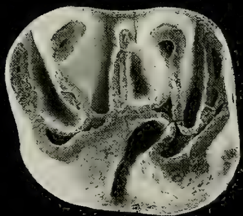

3

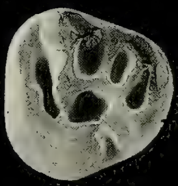

4


5


1


6


7


8

Tafel 7

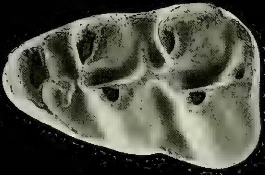
Megacricetodon aff. *bavaricus* FAHLBUSCH

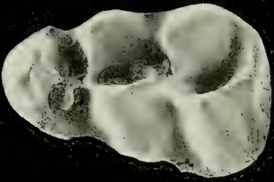
Fig. 1. M_1 sin., Engelswies 3, Eng. 3/3
Fig. 2. M_1 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/33
Fig. 3. M_1 sin., Schellenfeld 3, Sch. 3/18
Fig. 4. M_1 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/16
Fig. 5. M_1 dext., Engelswies 1, Eng. 1/25
Fig. 6. M_2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/21
Fig. 7. M_3 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/38
Fig. 8. M^1 dext., Engelswies 1, Eng. 1/27
Fig. 9. M^1 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/17
Fig. 10. M^2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/24
Fig. 11. M^3 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/44

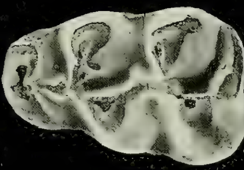
Democricetodon mutilus FAHLBUSCH

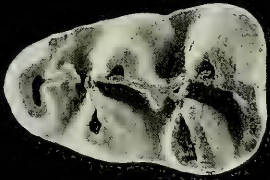
Fig. 12. M_1 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/50
Fig. 13. M_2 sin., Engelswies 1, Eng. 1/31
Fig. 14. M_2 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/43
Fig. 15. M_3 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/65

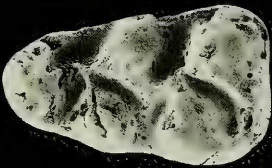
Alle Fig. ca. x25.

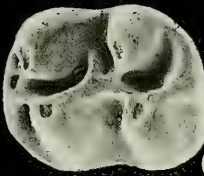

1

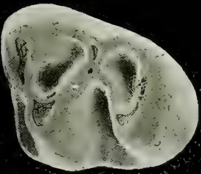

2

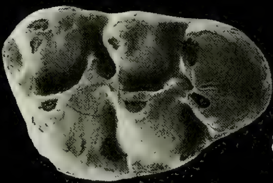

3

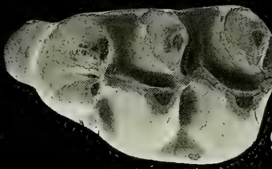

4

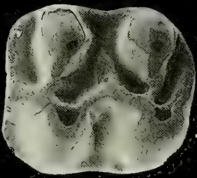

5

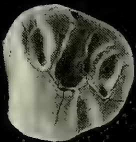

6

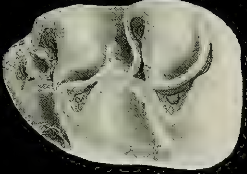

7

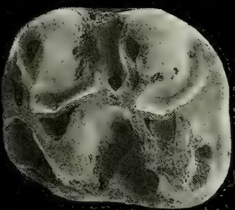

8

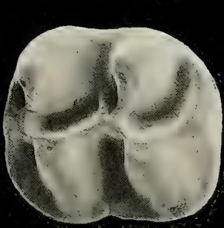

9

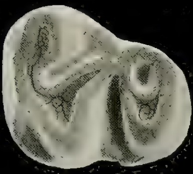

10


11


12


13


14


15

Tafel 8

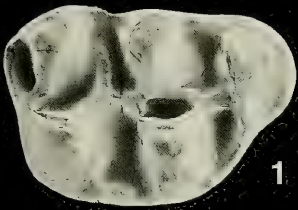
Democricetodon mutilus FAHLBUSCH

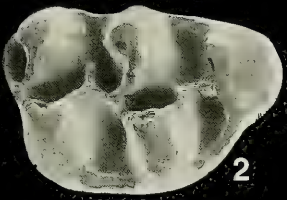
Fig. 1. M^1 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/48
Fig. 2. M^1 dext., Schellenfeld 4, Sch. 4/55
Fig. 3. M^2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/61
Fig. 4. M^2 sin., Schellenfeld 3, Sch. 3/53
Fig. 5. M^2 sin., Engelswies 1, Eng. 1/33
Fig. 6. M^3 sin., Engelswies 1, Eng. 1/35
Fig. 7. M^3 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/49

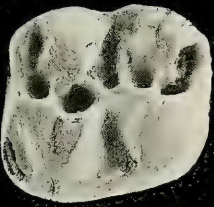
Democricetodon gracilis FAHLBUSCH

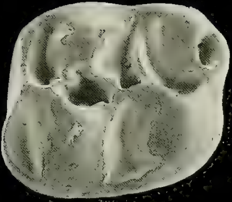
Fig. 8. M_1 sin., Engelswies 1, Eng. 1/37
Fig. 9. M_1 sin., Schellenfeld 3, Sch. 3/58
Fig. 10. M_2 sin., Engelswies 1, Eng. 1/50
Fig. 11. M_2 sin., Schellenfeld 3, Sch. 3/64
Fig. 12. M_3 sin., Engelswies 1, Eng. 1/64
Fig. 13. M_3 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/70

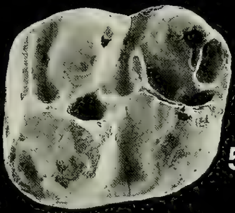
Alle Fig. ca. x20.

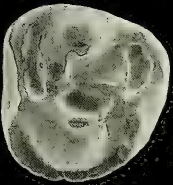

1

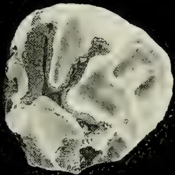

2

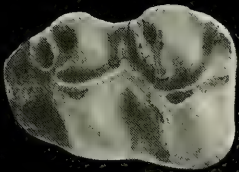

3

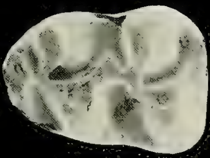

4

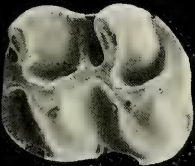

5

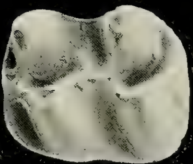

6

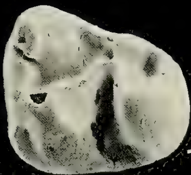

7

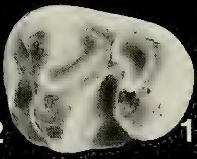

8


9


10


11


12


13

Tafel 9

Keramidomys thaleri (Hugueney & Mein)

Fig. 1. $M_{1/2}$ dext., Engelswies 1, Eng. 1/8
Fig. 2. $M_{1/2}$ dext. (seu *carpathicus*), Engelswies 3, Eng. 3/1
Fig. 3. M^1 dext., Engelswies 1, Eng. 1/9

Fig. 1–3 ca. x25.

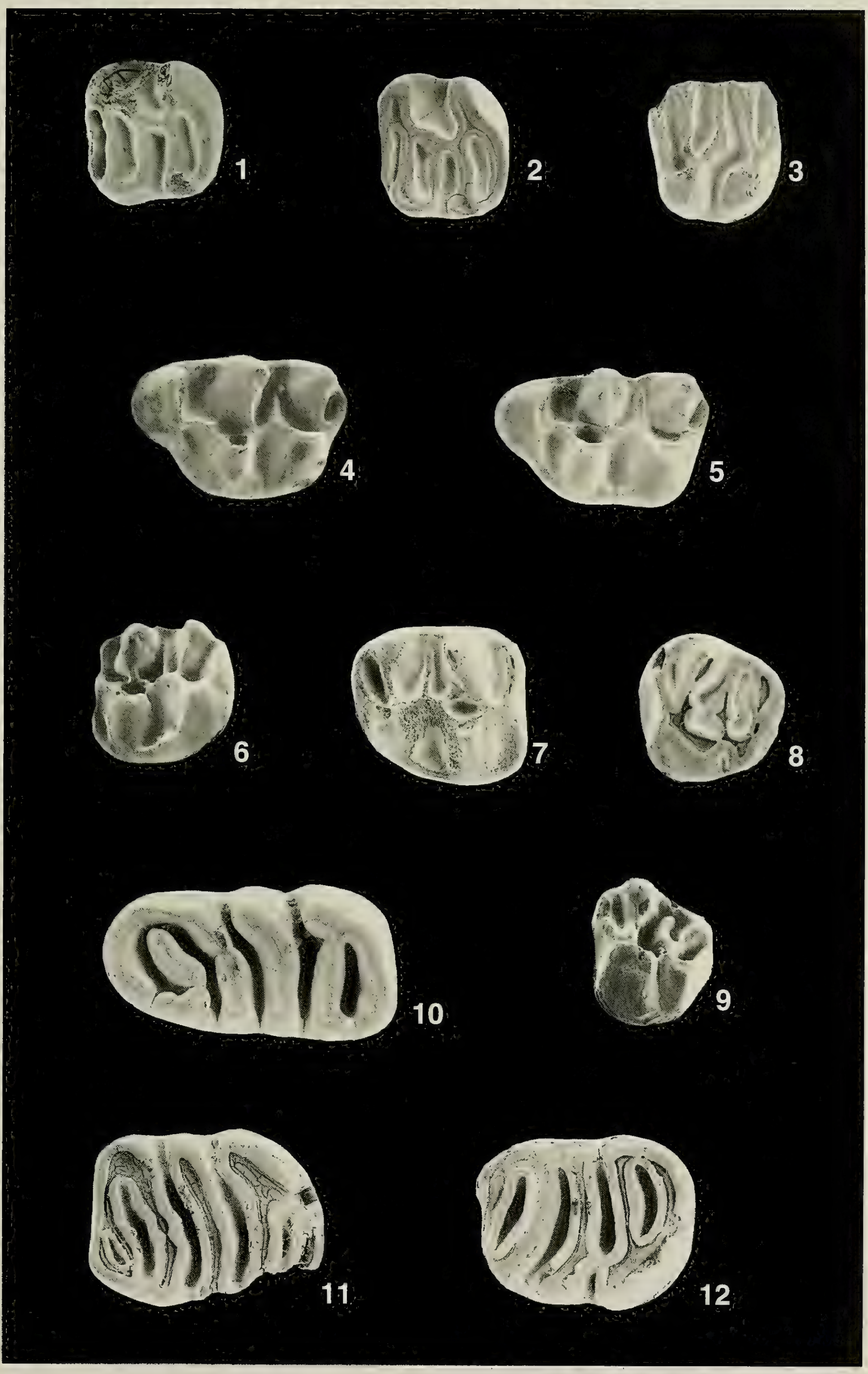
Democricetodon gracilis Fahlbusch

Fig. 4. M^1 sin., Engelswies 1, Eng. 1/43
Fig. 5. M^1 sin., Schellenfeld 2, Sch. 2/53
Fig. 6. M^2 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/67
Fig. 7. M^2 dext., Engelswies 1, Eng. 1/60
Fig. 8. M^3 sin., Engelswies 1, Eng. 1/71
Fig. 9. M^3 sin., Schellenfeld 4, Sch. 4/71

Neocometes aff. *brunonis* Schaub & Zapfe

Fig. 10. M_1 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/77
Fig. 11. M_2 dext., Schellenfeld 2, Sch. 2/78
Fig. 12. M^2 dext., Schellenfeld 3, Sch. 3/71

Fig. 4–12 ca. x20.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 229	8 pp., 5 figs.	Stuttgart, 20. 9. 1995

Plagiosternum granulosum E. FRAAS: a plagiosaurid temnospondyl from the Middle Triassic of Crailsheim, Germany

By Anne Warren, Melbourne/Australia

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

With 5 figures

Summary

A new skull of *Plagiosternum granulosum* has been recovered from the same horizon as the Holotype, the Upper Muschelkalk Grenzbonebed, but is from a different locality. The skull is described and confirmed as a member of the Subfamily Plagiosterninae (SHISHKIN 1987) of the Family Plagiosauridae, Order Temnospondyli. A list of characters considered to be derived for the Subfamily Plagiosterninae and the species *Plagiosternum granulosum* is provided.

Zusammenfassung

Der neu aufgefundene und hier beschriebene Schädel von *Plagiosternum granulosum* stammt aus dem gleichen stratigraphischen Niveau wie der des Holotypus. Er erweist sich als der eines Vertreters aus der Unterfamilie der Plagiosterninae (SHISHKIN 1987) der Familie Plagiosauridae, Ordnung Temnospondyli. Die für die Unterfamilie Plagiosterninae und die Art *Plagiosternum granulosum* charakteristischen Merkmale werden aufgelistet.

1. Introduction

A collection of cranial and postcranial material from the Upper Muschelkalk Grenzbonebed at Crailsheim, Germany, originally described as *Mastodonsaurus granulosus* (E. FRAAS 1889) was later transferred by E. FRAAS (1896) to *Plagiosternum granulosum*, apparently on the basis of interclavicular shape. It is interesting that this, the first described member of the family Plagiosauridae, is characterised by reticulate ornament rather than the pustular variety more characteristic of that family. This fact also accounts for E. FRAAS associating the material with *Mastodonsaurus* which was the commonest temnospondyl at Crailsheim, had reticulate ornament and was of a similar size. Another collection of postcranial material from Crailsheim has pustular ornament and was described as *Plagiosuchus pustuloglomeratus* (HUENE 1922).

In 1913 E. FRAAS referred cranial material to *Plagiosternum granulosum*, presumably because of its reticulate ornament, and reconstructed the skull on the basis of a right nasal, a partial left maxilla, and a portion of the left postorbital region, including both parietals (SMNS 13168). This restoration was somewhat more conservative than that provided by ABEL (1919) who filled in the missing cranial areas. A restoration by HUENE (1922) reinterpreted the sutures on the original specimen and described some further skull fragments, a right mandibular ramus, fragments of a left ramus, and a collection of vertebral centra. One jaw fragment referred to *P. granulosum* by E. FRAAS (1913) belongs to *Mastodonsaurus* (NILSSON 1937, footnote p. 47).

A second species of *Plagiosternum, P. nanum* SCHMIDT was erected for two fragments of interclavicle, from the Lettenkohle of Hochstedt (SCHMIDT 1931) but should be considered a nomen nudum.

SHISHKIN (1986) described a partial skull from the Ladinian Bukobay Formation of the Cis-Urals as *Plagiosternum danilovi*, referred a mandibular ramus described as *Plagiorophus paraboliceps* (KONZHUKOVA 1955) to *Plagiosternum*, and erected the Subfamily Plagiosterninae for all described species of that genus plus *Melanopelta antiqua*. In his review of the Plagiosauroidea (SHISHKIN 1987) he extended these descriptions adding postcranial material to the hypodigm. A third Russian plagiosternine, the early Middle Triassic *Arenetsia improvisa*, was described by NOVIKOV & SHISHKIN (1992).

An as yet undescribed specimen referred to *Plagiosternum* (PANCHEN 1959) was found in Carnian deposits on Bear Island in the Norwegian Arctic in 1948, but left in situ. It was subsequently rediscovered (DORÉ & WANDAS 1984) and is now being prepared by the Paleontologisk Museum, University of Oslo. Its referral to *Plagiosternum*, as with all the above material, was made largely on the basis of its undoubted plagiosaurid shape together with a reticulate pattern of ornament.

In his review of plagiosaurs and plagiosaur relatives, PANCHEN (1959) expressed some doubts as to the plagiosaurid affinities of the genus *Plagiosternum*, because of the reticulate nature of its ornament, its lack of dermal armour, and the unusual shape of the interclavicle. In this he echoed JAEKEL (1914) who separated *Plagiosternum* from the other plagiosaurs which he placed in a separate order of temnospondyls. It is now known that the Bear Island *Plagiosternum* had dermal armour and it is suggested below that the unusual shape of the interclavicle of *P. granulosum* may not be correct.

In this paper I describe a new, more complete skull of *Plagiosternum granulosum* which was recovered in 1980 by H. BERNER, a veterinary surgeon of Grossbottwar, from the SCHNEIDER quarry in Ummenhofen near the town of Schwäbisch Hall approximately thirty kilometres west of Crailsheim, the locality of the Holotype. It comes from the Upper Muschelkalk Grenzbonebed.

Unfortunately, the skull was crushed by quarrying but was recovered by BERNER in thirty four numbered pieces. Subsequently delicate mechanical preparation and restoration by D. HAGMANN of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart has resulted in a magnificent specimen. As the condition of the bone was poor it was necessary to impregnate it with preservative in order to prevent further deterioration, while missing skull bones were restored in a polyester resin. Those areas restored are indicated by cross hatching in Figures 3–5. As the bone is now impermeable it is impossible to determine the position of many of the suture lines. Those indicated on the specimen by solid lines are either painly visible or have been determined from isolated plagiosaur bones of similar size, bearing reticulate ornament, and from the same bone bed.

In addition to the skull, a number of other cranial and postcranial fragments referrable to *P. granulosum* are now in the collections of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

2. Description of *Plagiosternum granulosum*, SMNS 56614

Skull Roof (Figures 1, 3). – The reticulate ornament which characterises this specimen is unusual in that the size of the ornament varies, with small (2–3 mm) pits near the centres of ossification of the postparietals, tabulars, squamosals and parietals, and larger (5–8 mm) pits elsewhere. This may be due, in part, to surface weathering, but several large, unweathered pits are present on the nasals and peripheral parts of the squamosals. It is of interest that no regions of intensive skull growth are indicated by ridged ornament. A small ornamented area of the quadratojugals extends onto the palate, and the pterygoids also appear to have carried some ornament.

In overall shape the skull is undoubtedly plagiosaurid, but it is much more laterally attenuated than in previous restorations of the genus. Of these, the dorsal skull roof drawn by E. FRAAS (1913) is the most accurate. Only E. FRAAS recognised that most of the skull roofing bones usually found between the orbits are missing, so that the median borders of the orbits are formed by the nasals, frontals and parietals. In my opinion the postfrontals restored by E. FRAAS are also absent so that the posterior border of the orbit is formed by the parietal and postorbital bones. This is true of isolated partial orbits in the collection; that is, the parietal is expanded laterally beneath the orbit so that it occupies the area usually taken up by the postfrontal. An isolated parietal referred to *Plagioscutum ochevi* (SHISHKIN 1987, fig. 9) bears part of the posterolateral border of the orbit, although the skull (fig. 8) is restored with a postfrontal in this position. My restoration also lacks a supratemporal. In this I follow E. FRAAS (1913) as there is no evidence for a supratemporal in the new specimen.

The structure of the antorbital area is less certain, especially as the left antorbital fragment described by E. FRAAS (1913) is now considered to be from a mandible (HELLRUNG, pers. com. 1994). There is no doubt that the nasal forms the anteromedial border of the orbit as it does in several plagiosaurs, but whether the bone present at the more anterolateral border of the orbit is formed by prefrontal or lacrimal or a lateral extension of the palatine is difficult to determine. It is in the position usually occupied by a lacrimal and extends anteriorly to take part in the posterior border of the nostril as does the lacrimal in other species. *Arenetsia improvisa* is described as having a lacrimal (NOVIKOV & SHISHKIN 1992); these authors follow HUENE (1922, fig. 13) in categorising as a lacrimal a bone described by E. FRAAS (1889, pl. 6, fig. 7) as a maxilla of *Plagiosternum*. As yet undescribed plagiosaurs from Greenland (JENKINS, pers. com. 1993) appear to have the nasal bordering the orbit and a single additional antorbital bone which is most likely a lacrimal. SHISHKIN (1987) illustrates a lacrimal in *Plagioscutum ochevi*.

In general, therefore, in plagiosaurs in which the area is preserved, the nasal bone is included in the orbital margin and there is a single additional laterally placed antor-

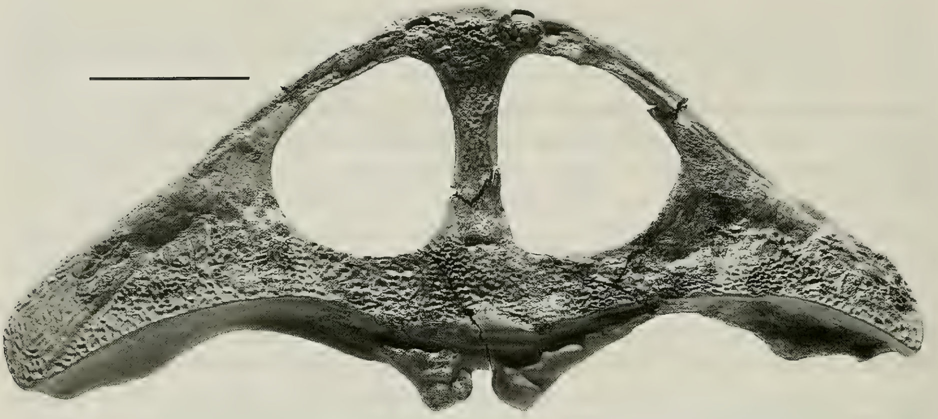


Fig. 1. *Plagiosternum granulosum* SMNS 56614: skull roof. In this and all subsequent figures the scale bar is equal to 100 mm.

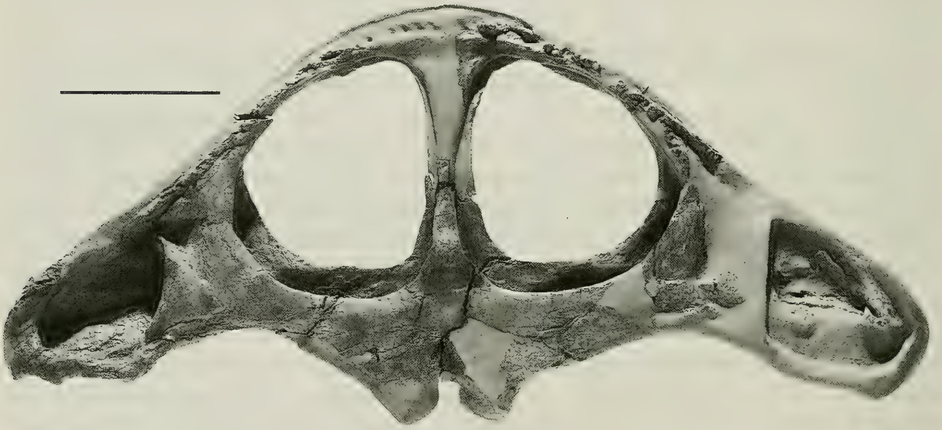


Fig. 2. *Plagiosternum granulosum* SMNS 56614: palate.

bital bone which appears to be the lacrimal. An exception appears to be present in *Gerrothorax pulcherrimus* as restored by Huene (1922) in which the nasal bone is excluded from the margin of the orbit by a prefrontal situated medial to the lacrimal. It is possible that Huene was mistaken and the prefrontal is absent in all plagiosaurs.

Palate (Figures 2, 4). – Features of taxonomic interest on the palate are the exclusion of the ectopterygoid from the margin of the interpterygoid vacuity and a palatal exposure of the suture between the exoccipital and the pterygoid.

A row of large teeth are present on the vomers, palatines and ectopterygoids, with a few smaller teeth present posteriorly on the ectopterygoids. Tusks are absent. Three tooth loci external to the left choana indicate that the maxillary teeth were smaller than those of the inner tooth row. Teeth seen in cross section in isolated bones from the collection show simple infolding characteristic of members of the family Plagiosauridae (Warren & Davey 1992).

Occiput (Figure 5). – While the skull roof and palate are drawn as restored, the occiput is reconstructed using the more complete right side of the skull as a mirror

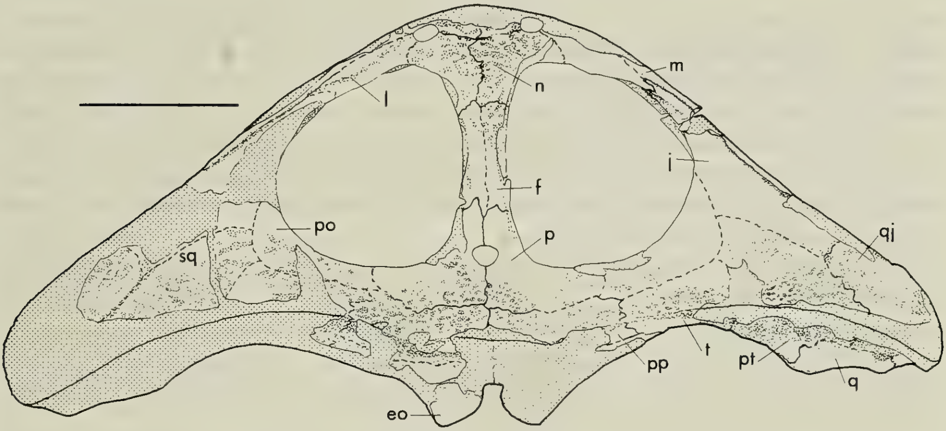


Fig. 3. *Plagiosternum granulosum* SMNS 56614: drawing of the skull roof. In figures 3–4 stippling represents areas which have been restored. Abbreviations used in figures 3–5: ar, articular; c, choana; eo, exoccipital; e, ectopterygoid; f, frontal; l, lacrimal; n, nasal; m, maxilla; j, jugal; p, pterygoid; pl, palatine; po, postorbital; pp, postparietal; pt, pterygoid; q, quadrate; qj, quadratojugal; SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart; sp, parasphenoid; sq, squamosal; t, tabular; v, vomer.

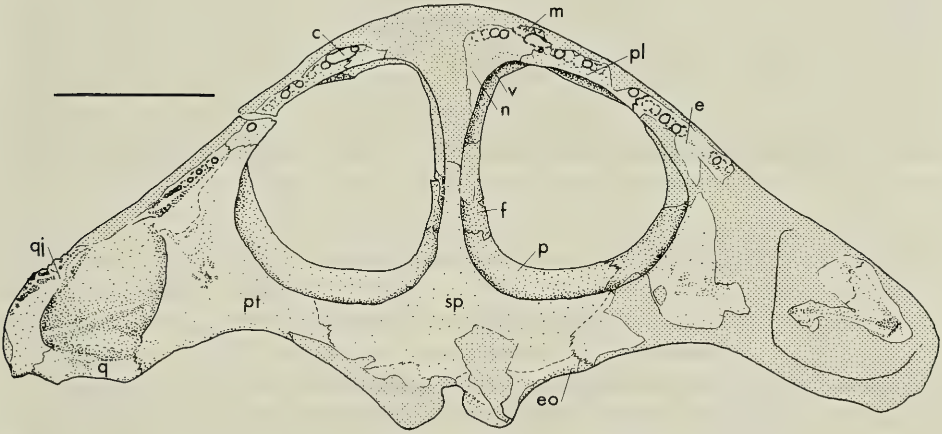


Fig. 4. *Plagiosternum granulosum* SMNS 56614: drawing of the palate. Abbreviations below figure 3.

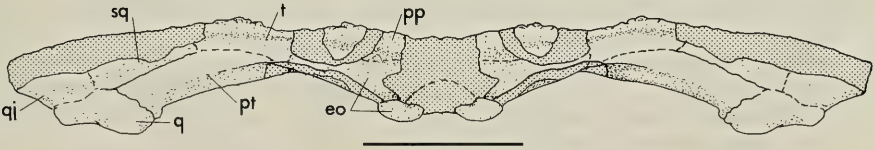


Fig. 5. *Plagiosternum granulosum* SMNS 56614: restoration of the occiput. Areas of the occiput not present on either side are stippled. Abbreviations below figure 3.

for the left, together with the left occipital condyle. Although the skull is undoubtedly a little dorsoventrally flattened it is not possible to extend the posterolateral parts of the quadratojugals ventrally more than shown in Figure 5, so the skull is much shallower than that of *Plagiosternum danilovi* (SHISHKIN 1987). Nevertheless, the free, unornamented, external portion of the quadratojugal shown by SHISHKIN (1987) to be characteristic of the Plagiosterninae is present but is directed more posteriorly than in *P. danilovi*. One result of this shallow occiput is that the cheek fenestrae found in *P. danilovi* are absent.

As the occipital area is not complete there is no evidence for posttemporal fenestrae in this specimen. It is likely that they were present as the dorsal border of a small fenestra was preserved on the occipital border of the postparietal in the partial skull roof described by E. FRAAS (1913). The area of the cranioquadrate passage (SHISHKIN 1987, textfig. 4b, indicated by ccq) has been restored so that no part of the ascending ramus of the pterygoid is visible.

Pectoral girdle, Interclavicle. – The strange shape of the interclavicle as described by E. FRAAS (1896, textfig. 1) may not be correct. The specimen appears to have been antero-posteriorly reversed by E. FRAAS and is not complete. Its anterior border may have been more normally plagiosaurid in shape and all plagiosaurs lack the usual temnospondyl posterior extension of the interclavicle. The shelf associated with that border in heavily armoured plagiosaurs is missing in E. FRAAS's specimen.

Clavicle. – Of the several partial clavicles of *P. granulosum* known none has a complete dorsal process so there is no direct evidence for the absence of a complex between the dorsal process and its associated cleithrum. Comparison of these clavicles with plagiosaurs which do have a complex indicates that the latter have a dorsal process which bears a deep posterior notch extending dorsally from the base of the process. This notch is absent in clavicles of *P. granulosum* and for this reason I consider the complex was absent. Also, there are no known complexes associated with pectoral girdles with reticulate ornament (HELLRUNG, pers. com. 1994).

3. Systematic palaeontology

Order Temnospondyli
Superfamily Plagiosauroidea SHISHKIN 1987
Family Plagiosauridae ABEL 1919
Subfamily Plagiosterninae SHISHKIN 1986

Genus *Plagiosternum* E. FRAAS 1896

Plagiosternum granulosum (E. FRAAS 1889)

partim *1889 *Mastodonsaurus granulosus* E. FRAAS. – E. FRAAS, pp. 94–100, pl. 6.
1896 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – E. FRAAS, p. 5, textfig. 1.
1913 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – E. FRAAS, pp. 277–282, textfig. 1, pl. 17, figs. 1–3.
1911 *Plagiosternum*. – JAEKEL, p. 110, fig. 123.
1919 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – ABEL, p. 292, fig. 221.
1922 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – HUENE, pp. 410–418, figs. 13–24.
1927 *Plagiosternum granulosum*. – BROILI, p. 19, fig. on p. 19.
1928 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – CORROY, p. 112.
1931 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – SCHMIDT, pp. 33–37, pl. 4, figs. 21–25.
1935 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – SÄVE SÖDERBERGH, pp. 57–58, fig. 28.
1937 *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS. – NILSSON, pp. 47–50, fig. 12.

1986 *Plagiosternum.* – SHISHKIN, pp. 41–43.
1987 *Plagiosternum granulosum.* – SHISHKIN, pp. 18, 44, fig. 45b.

Lectotype: Left clavicle (SMNS 11824) described and figured by E. FRAAS 1889: 99, pl. 6, fig. 1; designated herein.

Referred material:
SMNS 13168: Partial skull, E. FRAAS (1913, textfig. 1).
SMNS 56614: Partial skull, this paper, figs. 1–5.
SMNS, without number: Left pterygoid including part of the ascending ramus, figured as a right pterygoid HUENE (1922, textfig. 17).
SMNS, without number: Skull fragments, including several pterygoids.
SMNS 8733: Interclavicle, figured by E. FRAAS (1896, textfig. 1).
SMNS 8675: Interclavicle, described by E. FRAAS (1913: 280).
SMNS 11830: Vertebral centra, E. FRAAS (1889, pl. 6, fig. 12), HUENE (1922, figs. 22–24).

Diagnosis. – Species of the Plagiosterninae with reticulate ornament of dermal bones. The skull is distinct from other species of the Plagiosterninae in the following derived characters:

- Frontal and parietal bones take part in the margin of the orbit.
- Prefrontal and postfrontal bones absent.
- Supratemporal bone absent.
- Exoccipital sutures with the pterygoid on the palatal surface.
- Pterygoids meet the palatine bones.
- Cheek fenestra (SHISHKIN 1987) absent.

Remarks. – All studied material of *P. granulosum* was recovered from the Upper Muschelkalk Grenzbonebed in the region of Crailsheim, Germany.

The syntype material (E. FRAAS 1889: 94–100, pl. 6, figs. 1–14) is a collection of disassociated cranial and postcranial material, some of which is mastodonsaurid. The lectotype designated herein is the most complete bone within the syntype material and shows well the reticulate ornament of dermal bones characteristic of the species.

Other *Plagiosternum* species

(*Plagiosternum nanum* SCHMIDT, 1931; M. Triassic, Hochstedt, Germany; type material undeterminable.)

Plagiosternum danilovi SHISHKIN 1986; M. Triassic (Ladinian), southern Cis-Urals, Russia.

Plagiosternum paraboliceps (SHISHKIN 1986) (= *Plagiorophus paraboliceps* KONZHUKOVA 1955); M. Triassic (Upper Anisian? – Lower Ladinian), southern Cis-Urals, Russia.

Acknowledgments

I would like to thank Dr. Rupert Wild of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart for allowing me to borrow *Plagiosternum granulosum* SMNS 56614, and for his hospitality while I worked in that institution, and the Museum itself for accommodation. The Paleontological Institute, Moscow kindly allowed me access to its plagiosaur collection, and Dr. Igor Novikov translated the taxonomic sections of SHISHKIN (1987). Photographs were taken by the La Trobe University Reprography Unit.

4. References

Abel, O. (1919): Die Stämme der Wirbeltiere. XVIII+914 pp.; Berlin & Leipzig (De Gruyter).

Broili, F. (1927): Ein Stegocephalenrest aus dem Hauptmuschelkalk von Poppenlauer (Unterfranken). – Zbl. Miner. Geol. Paläont., B, **1927**: 18–21; Stuttgart.

Corroy, G. (1928): Les vertébrés du trias de Lorraine et le trias Lorrain. – Ann. Paléont., **17**: 83–136; Paris.

Doré, A. G. & Wandas, B. (1984): Lost fossil amphibian of Bear Island. – The Geological Curator 4/3: 169–171; Leicester.

Fraas, E. (1889): Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. – Palaeontographica, **36**: 1–158; Stuttgart.

– (1896): Die schwäbischen Trias-Saurier. 18 pp.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1913): Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. – Palaeontographica, **60**: 275–294; Stuttgart.

Huene, F. von (1922): Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. – Acta zool., **3**: 395–460; Stockholm.

Jaekel. O. (1914): Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. – Paläont. Z., **1**: 155–215; Berlin.

Konzhukova, E. D. (1955): Permian and Triassic labyrinthodonts from the Volga River Basin and Cis-Urals – Trudy pal. Inst., **49**: 5–88; Moscow. – [Russian]

Nilsson, T. (1937): Ein Plagiosauride aus dem Rhät Schonens. Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Stegocephalengruppe Brachyopoidei. – Acta Univ. Lund, **34**: 1–75; Lund.

Novikov, I. V. & Shishkin, M. A. (1992): New Middle Triassic labyrinthodonts from the Pechora Urals. – Paleont. J., **26**: 92–102; Washington.

Panchen, A. L. (1959): A new armoured amphibian from the Upper Permian of East Africa. – Phil. Trans. roy. Soc. London, B, **242**: 207–281; London.

Säve Söderbergh, G. (1935): On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland. – Medd. om Grønland, **98**/3: 1–211; København.

Schmidt, M. (1931): Labyrinthodonten und Reptilien aus den thüringischen Lettenkohlenschichten. – Geol. paläont. Abh., N.F. **18**: 229–276; Jena.

Shishkin, M. A. (1986): New data on plagiosaurs from the Triassic of the U.S.S.R. (Bull. Moscow Nat. Soc., **61**(3): 97–102; Moscow. – [Russian]

– (1987): The evolution of early amphibians. – Trudy pal. Inst., **225**: 1–142; Moscow. – [Russian]

Warren, A. A. & Davey, L. (1992): Folded teeth in temnospondyls – a preliminary study – Alcheringa, **16**: 107–132; Sydney.

Address of the author:
Dr. Anne Warren, School of Zoology, La Trobe University, Bundoora, Melbourne, Victoria, Australia, 3083.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 230	31 S., 3 Taf., 10 Abb., 3 Tab.	Stuttgart, 20. 9. 1995

Wirbeltier-Fährten aus dem Rötquarzit (Oberer Buntsandstein, Mittlere Trias) von Hardheim bei Wertheim/Main (Süddeutschland)

Vertebrate tracks from the Rötquarzit (Upper Buntsandstein, Middle Triassic) of Hardheim near Wertheim/Main (South Germany)

Von Frank-Otto Haderer, Aichwald, Georges R. Demathieu, Dijon, und Ronald Böttcher, Stuttgart

Mit 3 Tafeln, 10 Abbildungen und 3 Tabellen

Summary

New findings of vertebrate tracks in the Upper Buntsandstein (Röt, s8) of Hardheim can be allocated to the following forms: *Chirotherium sickleri* Kaup, *Chirotherium barthii* Kaup, *Isochirotherium felenci* Courel & Demathieu, *Rhynchosauroides* Maidwell and two Chirotheriidae incertae sedis. The trackmaker of the large *Chirotherium sickleri* at Hardheim very probably is the same species of rauisuchid, the bones of which were found in the Upper Buntsandstein near Waldshut recently.

Zusammenfassung

Neue Funde von Wirbeltier-Fährten im Oberen Buntsandstein (Röt, s8) von Hardheim lassen sich folgenden Formen zuordnen: *Chirotherium sickleri* Kaup, *Chirotherium barthii* Kaup, *Isochirotherium felenci* Courel & Demathieu, *Rhynchosauroides* Maidwell und zwei Chirotheriidae incertae sedis. Der Fährtenerzeuger des großen *Chirotherium sickleri* in Hardheim ist sehr wahrscheinlich der gleiche Rauisuchier, dessen Knochen vor kurzem im Oberen Buntsandstein bei Waldshut gefunden wurden.

Inhalt

1. Einleitung . . . 2
2. Geologie . . . 3
    2.1. Fundort und Fundschicht . . . 3
    2.2. Begleitfauna . . . 3
    2.3. Stratigraphie . . . 5
3. Bisherige Fährtenfunde . . . 7
4. Beschreibung der Fährten . . . 11
    4.1. *Chirotherium sickleri* Kaup . . . 12
    4.2. *Chirotherium barthii* Kaup . . . 14

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

4.3. *Isochirotherium felenci* Courel & Demathieu 15
4.4. Chirotheriidae incertae sedis 18
4.5. *Rhynchosauroides* Maidwell 19
5. Das Hardheimer *Chirotherium sickleri* 20
5.1. Rekonstruktion des Hardheimer *C. sickleri* 20
5.2. Hardheim und der Waldshuter Rauisuchier 22
5.3. *Chirotherium sickleri* und *Chirotherium barthii* 23
6. Literatur 23

1. Einleitung

Im Oktober 1992 entdeckte der Hobbypaläontologe W. Hollerbach, Hardheim, auf der Baustelle der Firma Leiblein in der hier anstehenden Röt-Folge des Buntsandsteins Sandsteinplatten mit Wirbeltierfährten. Die vom Grundstückseigentümer gerne ermöglichte und vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) durchgeführte mehrtägige Grabung ergab die bedeutendsten und umfangreichsten Fährtenfunde aus dem Buntsandstein in neuerer Zeit. Auf einer Fläche von etwa 15 m × 6 m konnten 10 Fährtenzüge mittelgroßer bis großer Archosaurier festgestellt werden.

Methodik. – Die schweren, bis 20 cm mächtigen Sandsteinplatten mußten vom zähen Tonsteinuntergrund abgehoben, umgedreht und die im Liegenden verbliebenen Originaltrittsiegel sofort eingemessen werden. Die Zugehörigkeit einzelner Trittsiegel zu bestimmten Fährten war deshalb nicht von Anfang an klar, und die Fährtennumerierung ist deshalb nicht logisch durchgängig, wurde aber beibehalten, um spätere Verwechslungen zu vermeiden. Zur späteren nochmaligen Kontrolle wurden nach einer Idee von Frau B. Wild die wichtigsten Fährten in situ auf durchsichtige Folie übertragen.

Mit römischen Zahlen wurden die Gesamt-Fährten benannt, mit arabischen Zahlen die einzelnen Trittsiegel innerhalb der Fährten. Fährte I mußte letzten Endes in drei Fährten aufgeteilt werden und Fährte VII entpuppte sich als ein Teil von Fährte V. Die Verteilung der Numerierung im Fährtenplan (Abb. 4) entspricht der Reihenfolge der Entdeckung. Außerdem ist durch die Beibehaltung der ursprünglichen Numerierung bei manchen Fährten das mit 1 gekennzeichnete Trittsiegel nicht das erste einer Fährtenfolge. Später entdeckte, vorhergehende Trittsiegel wurden mit 0, −1 usw. bezeichnet.

Von dem sehr umfangreichen Material wurden nur die am besten erhaltenen Trittsiegel und wichtige Belege in die Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart übernommen. Es sind dies die Trittsiegel II/12, V/1, IV/4, VI/−1, VI/2, VI/4, VIII/3, III/2, Ib/2, II/8, Ic/9, V/2 mit den fortlaufenden Inventarnummern SMNS Inv.-Nr. 80125 bis 80136 sowie vier kleine Platten mit *Rhynchosauroides* sp. (SMNS Inv.-Nr. 80137 bis 80140). Alle weiteren geborgenen Platten der Grabungsfläche befinden sich in der Schausammlung und im Magazin des Hardheimer Heimatmuseums (Erfatal-Museum, Schloßplatz 6, D-74736 Hardheim).

Die in Tabelle 1 bis 3 dargestellte Statistik benutzt übliche Parameter der Häufigkeitsverteilung: Mittelwert, Standardabweichung und Vertrauensgrenzen für den Mittelwert. Eine kleine Variabilität (<10%) und eine gute Wahrscheinlichkeit für den Cramer-Test (>15%) zeigen eine zuverlässige Verteilung der Meßwerte des Merkmals an, wenn die Stichprobe klein ist (<10). Das bedeutet, das entsprechende Merkmal ist beständig und kann rückhaltlos für Vergleiche verwendet werden. Zum

Vergleich von Mittelwerten können nicht nur die gemessenen Werte selbst, sondern auch die Verhältnisse zweier Meßwerte verwendet werden. Damit wird der Annahme Rechnung getragen, daß die Fährtenerzeuger einer Ichnoart nicht dieselbe Körpergröße haben müssen, Größenverhältnisse hingegen bei mehreren Tieren gleich sein können.

Dank

An erster Stelle soll Herrn W. Hollerbach, Hardheim, gedankt werden, der nach einer ersten kleinen Sondierungsgrabung mit seinem Sohn Dr. R. Hollerbach und Herrn B. Hess, ebenfalls aus Hardheim, die Bedeutung dieser Funde erkannte und die Fundstelle dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart meldete. Herr A. Leiblein ermöglichte dann freundlicherweise die Grabung des Stuttgarter Museums auf der Baustelle seiner neuen Werkshalle. Besonderer Dank gebührt Herrn Dr. R. Wild (SMNS), der die Grabung bestens organisiert hat, sowie seiner Frau B. Wild, die trotz ungünstiger Witterungsverhältnisse tatkräftig mitgeholfen hat. An der Grabung waren außerdem folgende Personen beteiligt: N. Adorf (SMNS), B. Hess , W. und Dr. R. Hollerbach und J. G. Wegele, Waldenburg; ferner zwei der Autoren (F.-O. H. und Dr. R. B.). Durch Bereitstellung eines großen Schaufelladers trug Herr Bürgermeister E. Hornberger entscheidend zur zügigen Durchführung der Grabung bei, und Frau H. Hollerbach sorgte für Verpflegung und warme Getränke. Herr Dr. H. Bahlburg, Universität Heidelberg, ermöglichte dankenswerterweise die Durchsicht der Belegsammlung zur Dissertation Gehenn (1962).

Der Juniorautor (F.-O. H.) möchte dem Seniorautor (Dr. G. R. D.) und Herrn Dr. R. Böttcher (SMNS) außerdem an dieser Stelle danken für ihre freundliche und entgegenkommende Mitarbeit am Projekt „Hardheimer Fährten". Außerdem möchte ich Herrn Dr. R. Wild danken für seine Auskünfte zur Osteologie des Waldshuter Rauisuchiers und meiner Frau Eva-Maria Haderer für die Reinschrift der Tabellen.

2. Geologie

2.1. Fundort und Fundschicht

Die Fundstelle liegt innerhalb des mitteleuropäischen Buntsandstein-Beckens etwa in der Mitte zwischen der Rheinischen und der Vindelizischen Masse, in der südwestlichen Verlängerung der Thüringischen Senke (Abb. 1). Diese geht weiter nach Südwesten in das Bruchsaler Becken über (ORTLAM 1968).

Die Fährten fanden sich auf der Sohlfläche einer weißlichen, teilweise auch rosa bis roten, 10–20 cm mächtigen glimmerfreien, quarzitischen Sandsteinbank. Eine Schichtung innerhalb der Bank ist nicht erkennbar. Die Fundschicht wird von rotem, an der Kontaktfläche grünem, teilweise violett geflecktem Ton unterlagert und offensichtlich von ähnlichen, plattigen Sandsteinen überlagert. Wegen ungünstiger Aufschlußverhältnisse konnte ein Profil nicht aufgenommen werden.

2.2. Begleitfauna

Neben den Fährten wurden in der Fundschicht fünf Prägekerne der Muschel *Costatoria costata* (ZENKER) gefunden (Taf. 1, Fig. 1–2). Drei Funde liegen auf der Sohlfläche, zwei weitere innerhalb der Bank. Die Art ist in der Fundschicht wahrscheinlich relativ häufig, in dem Gestein aber nur schwer zu erkennen. So wurden alle Funde erst nach der Reinigung der geborgenen Fährtenplatten entdeckt.

Diese Muschel ist eine bezeichnende Art des Oberen Buntsandsteins, die bevorzugt in Küstensedimenten des aus Osten vordringenden Rötmeeres zu finden ist

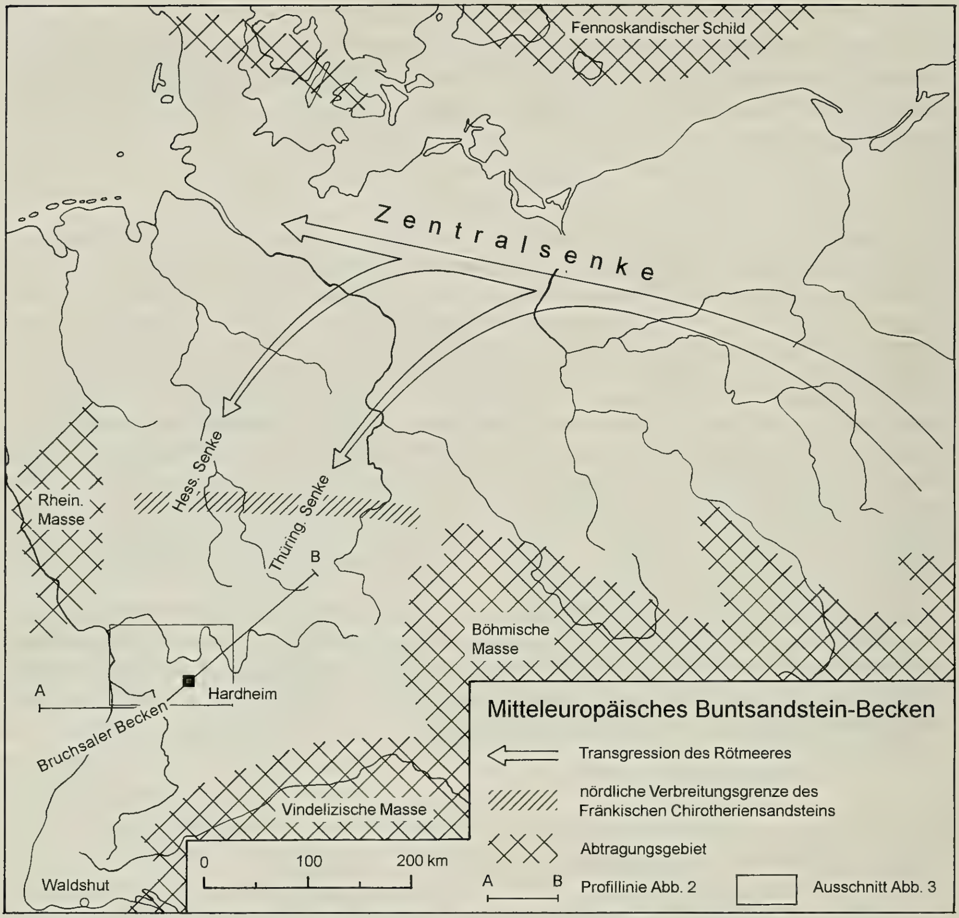

Fennoskandischer Schild
Zentralsenke
Rhein. Masse
Hess. Senke
Thüring. Senke
B
A
Hardheim
Bruchsaler Becken
Böhmische Masse
Vindelizische Masse
Waldshut
0 100 200 km
Mitteleuropäisches Buntsandstein-Becken
Transgression des Rötmeeres
nördliche Verbreitungsgrenze des Fränkischen Chirotheriensandsteins
Abtragungsgebiet
A B Profillinie Abb. 2
Ausschnitt Abb. 3

Abb. 1. Lage des neuen Fährtenvorkommens von Hardheim innerhalb des mitteleuropäischen Buntsandstein-Beckens (nach Grumbt 1974, Abb. 76).

(Abb. 1, 2). Dementsprechend kommt sie in Oberschlesien bereits im untersten Röt vor (Backhaus 1981: 362). In Hildburghausen und Umgebung (Werra) ist sie in größeren Mengen im Plattensandstein zu finden, sehr vereinzelt auch im Rötquarzit (Schneider 1967: 65, 71). Bei Kronach kommt sie häufig in den Pseudomorphosen-Schichten vor (Demathieu & Leitz 1982: 66). In Unterfranken stammen die geologisch ältesten Funde bisher aus dem Plattensandstein von Elfershausen bei Bad Kissingen (Schuster 1936: 6) und dem Fränkischen Chirotheriensandstein bei Erlabrunn, 10 km nordwestlich von Würzburg (Schuster 1935: 32, 46). Die Funde von Hardheim sind die bisher südwestlichst gelegenen Nachweise der Art im Rötquarzit. Die frühesten Nachweise in Hardheim und dem südwestlich anschließenden Gebiet lagen bisher in der *vulgaris/costata*-Bank am Top der Epfenbacher Schichten, einer sandigen Folge oberhalb des Rötquarzits (Backhaus 1981: 378; Mahler & Seil 1993).

2.3. Stratigraphie

Nach der geologischen Karte 1:25000 von Baden-Württemberg (Blatt 6322 Hardheim) gehören die Sandsteine zu dem auf Blatt Hardheim bis zu 12 m mächtigen Rötquarzit oder Fränkischen Chirotheriensandstein des Oberen Buntsandsteins, wofür auch die lithologische Ausbildung spricht. Der Rötquarzit ist häufig durch einen tonigen Abschnitt zweigeteilt. Auf Blatt Hardheim überwiegen im unteren Teil dicke, über einen Meter mächtige Bänke, während der obere Abschnitt aus dünnplattigen Bänken besteht (GÜNZBURGER 1936). Demnach liegt das Fährtenvorkommen vermutlich im oberen Abschnitt des Rötquarzits. Die Situation scheint somit derjenigen innerhalb des Thüringischen Chirotheriensandsteins zu entsprechen, wo die bekannten Fährtenvorkommen Südthüringens ausschließlich auf den obersten plattigen Abschnitt beschränkt sind, in den unterlagernden bankigen Sandsteinen dagegen fehlen (HAUBOLD & PUFF 1976: 70).

Die Erforschungsgeschichte der Stratigraphie des Oberen Buntsandsteins ist von vielen Mißverständnissen geprägt und daher recht verwirrend. Dazu hat nicht zuletzt beigetragen, daß in fast allen sandigen Horizonten Fährten gefunden worden sind, was zur Folge hatte, daß die jeweiligen Bearbeiter unterschiedliche stratigraphische Einheiten als Chirotheriensandstein bezeichnet haben. Seit den grundlegenden Arbeiten von SCHUSTER (1933, 1934, 1935, 1936) sind die Verhältnisse jedoch geklärt (Abb. 2). Wegen seiner reichen Fährtenvorkommen in Südwest-Thüringen ist der „Thüringische Chirotheriensandstein", der zur Solling-Folge des Mittleren Buntsandsteins gehört (RICHTER-BERNBURG 1974), am bekanntesten. Er ist im Odenwald-Gebiet kaum noch ausgebildet. Zur Unterscheidung wird der hier zur Diskussion stehende, höher gelegene Fährtenhorizont als „Fränkischer Chirotheriensandstein" bezeichnet. Um Verwechslungen mit anderen fährtenführenden Sandsteinen auszuschließen ist auch die Bezeichnung „Rötquarzit" gebräuchlich. Jedoch kann auch dieser Terminus zu Mißverständnissen führen, da innerhalb des Oberen Buntsandsteins mehrere quarzitische Horizonte ausgebildet sind. So ist selbst in der neuesten Auflage der „Geologie von Baden-Württemberg" (GEYER & GWINNER 1991: 75) der Rötquarzit mit dem stratigraphisch tiefer liegenden Grenzquarzit gleichgesetzt worden (Abb. 2). Der Grenzquarzit, aus dem nur sehr wenige Fährtenfunde bekannt sind, wird auch als mittlerer Chirotheriensandstein bezeichnet (SCHUSTER 1933: 18).

Der Rötquarzit wird von den Röttonen unter- und überlagert (Abb. 2). Nach Norden wird er geringmächtiger und keilt schließlich aus (Abb. 1). Nach Südwesten wird er dagegen mächtiger, die unteren Röttone gehen in Sandsteine über und auch die oberen Röttone werden an der Basis sandiger (Epfenbacher Sandstein). Dadurch wird seine Identifizierung zunehmend erschwert.

ORTLAM (1967) hat versucht, anhand violetter Horizonte (Bodenbildungen) die Stratigraphie des südlichen Odenwalds mit derjenigen des nördlichen Schwarzwalds zur Deckung zu bringen. Dabei faßte er den Rötquarzit bedeutend enger auf als z. B. BACKHAUS (1974), woraus sich bereits Unstimmigkeiten ergeben. Erschwerend kommt hinzu, daß zwischen den beiden Vorkommen eine Aufschlußlücke von ca. 50 km liegt. Die Möglichkeit einer Parallelisierung anhand der violetten Horizonte wird daher angezweifelt (BACKHAUS 1975: 314). Das Vorkommen von Fährten zur Parallelisierung heranzuziehen (ORTLAM 1967: 533) ist auf keinen Fall zulässig, da Fährten im Bereich des Odenwalds in nahezu allen Sandsteinen des Oberen Buntsandsteins vorkommen und entsprechendes auch für den Schwarzwald anzunehmen ist. Gleiches gilt auch für die Bauten von *Diplocraterion luniformis* (BLANCKEN-

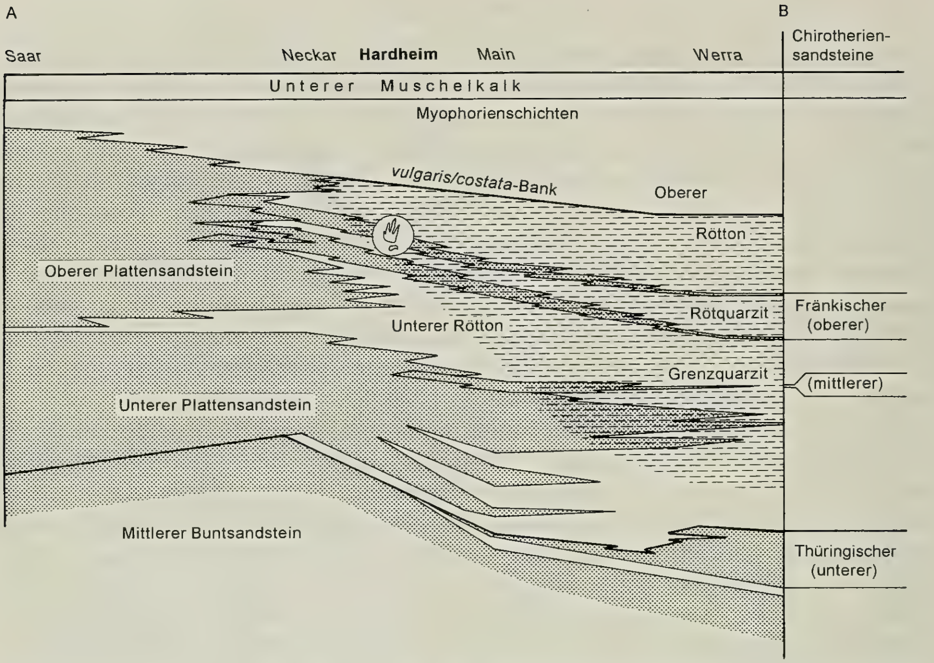

A
B
Saar
Neckar
Hardheim
Main
Werra
Chirotherien-sandsteine
Unterer Muschelkalk
Myophorienschichten
vulgaris/costata-Bank
Oberer
Rötton
Oberer Plattensandstein
Rötquarzit
Fränkischer (oberer)
Unterer Rötton
Grenzquarzit
(mittlerer)
Unterer Plattensandstein
Mittlerer Buntsandstein
Thüringischer (unterer)

Abb. 2. Vereinfachtes Fazies-Profil durch den süddeutschen Oberen Buntsandstein (nach BACKHAUS 1981, Abb. 1). Zuordnung der Chirotherien-Sandsteine nach SCHUSTER (1933). Gestrichelte Fläche: Verbreitung von *Costatoria costata*. Lage des Profils siehe Abb. 1.

HORN), früher auch als *Arenicoloides* oder *Corophioides* bezeichnet. Diese kommen in der Umgebung von Hardheim (GÜNZBURGER 1936: 20) und auch im übrigen Unterfranken häufig im Rötquarzit vor, der daher auch schon „*Arenicoloides*-Quarzit" genannt worden ist (SCHUSTER 1935: 29), sie sind aber keineswegs auf diesen beschränkt (SCHUSTER 1935: 36). Trotzdem verwandte ORTLAM (1967) diese Bauten zur Parallelisierung, wobei er die *Corophioides*-Bank des Schwarzwalds allerdings dem Grenzquarzit Unterfrankens gleichsetzte, was aus den dargelegten Gründen keineswegs zwingend ist. Ob sich der Rötquarzit sogar bis in den südlichen Schwarzwald eindeutig verfolgen läßt (ORTLAM 1970), erscheint bei der stark kondensierten Abfolge in dieser randlichen Lage mehr als fraglich.

Wegen dieser nach wie vor bestehenden Unsicherheiten ist eine eindeutige Zuordnung der in der Literatur erwähnten Fährtenvorkommen im Buntsandstein des Schwarzwalds zu einem der Fährtenhorizonte des Odenwalds nach dem derzeitigen Kenntnisstand noch nicht mit Sicherheit möglich.

Ähnlich ist die Situation in Oberfranken, wo der Rötquarzit nach Süden ebenfalls zunehmend von anderen Sandsteinen eingeschlossen wird, so daß er ab Kulmbach kaum mehr als eigenständiger Horizont erkennbar ist. Auch über den Rhein hinweg nach Westen ist ein Verfolgen der einzelnen Horizonte kaum mehr möglich.

Die chronostratigraphische Einstufung des Buntsandsteins gestaltet sich wegen der überwiegend terrestrischen Verhältnisse ebenfalls schwierig. KOZUR (1975: 60) versuchte eine Festlegung der Grenze Untere/Mittlere Trias innerhalb des Oberen

Buntsandsteins mit Hilfe der beiden Muscheln *Myophoria vulgaris* und *Costatoria costata*. Beide Arten kommen nur in einem geringmächtigen Horizont gemeinsam vor, der sich von Oberschlesien bis Thüringen (KOZUR 1975: 60) und weiter bis Unterfranken (MAHLER & SELL 1993) verfolgen läßt. MAHLER & SELL (1993) erweiterten den bereits von GEHENN (1962) für den entsprechenden Horizont eingeführten Terminus „*costata*-Bank“ in „*vulgaris*/*costata*-Bank“.

C. costata tritt im Osten bereits im untersten Oberen Buntsandstein auf und breitet sich mit fortschreitender Transgression allmählich nach Westen aus, wobei sie in zunehmend höheren stratigraphischen Positionen auftritt (Abb. 2). *M. vulgaris* ist aus diesen tieferen Niveaus bisher unbekannt, sie taucht im gesamten Germanischen Becken erst in der *costata*/*vulgaris*-Bank auf, in der gleichzeitig das letzte Vorkommen von *C. costata* liegt. Es scheint sich also bei dieser Bank um einen brauchbaren Leithorizont zu handeln.

KOZUR (1975: 60) stellte die *costata*/*vulgaris*-Bank ursprünglich an die Basis der Mittleren Trias, was für den Rötquarzit ein untertriassisches Alter ergab. Neuerdings (KOZUR 1993) stellt er sie jedoch an die Basis des Bithyniums, woraus sich auch für die Fundschicht ein jüngeres, mitteltriassisches Alter ergibt. In eine ähnliche Richtung scheinen palynologische Untersuchungen zu deuten, die jedoch noch nicht genügend abgesichert sind (MAHLER & SELL 1993).

Ein weiteres Indiz zur Klärung der Stratigraphie könnte die Anzahl der extraarealen Rippen von *C. costata* sein, die sich im Laufe der Phylogenese anscheinend erhöht hat (MAHLER & SELL 1993: 191; KOZUR 1993). Wegen ungenügender Erhaltung läßt sich diese jedoch an dem Hardheimer Material nicht mit der notwendigen Sicherheit feststellen.

Nach dem derzeitigen Kenntnisstand sind die Hardheimer Fährten daher in das Aege der basalen Mitteltrias zu stellen.

3. Bisherige Fährtenfunde

Wegen der bereits oben erwähnten Probleme, die anfangs mit der Stratigraphie des Oberen Buntsandsteins bestanden, ist es schwierig, alle in der Literatur erwähnten Funde genau in das heutige stratigraphische Schema einzuordnen. Hinzu kommt, daß nur in wenigen Fällen Beschreibungen oder Abbildungen vorliegen und auch der Verbleib der Fährten nur sehr selten angegeben ist, wenn sie überhaupt geborgen worden sind. Es bleibt daher in vielen Fällen unklar, ob es sich wirklich um Tetrapodenfährten gehandelt hat, zumal noch zu Beginn dieses Jahrhunderts Schichtflächen, die die Ausgänge der Bauten von Würmern zeigten, z. B. *Diplocraterion luniformis* (BLANCKENHORN), ebenfalls als Fährtenflächen bezeichnet wurden (BRÄUHÄUSER 1910). WALTHER hat diese „Vogelfährten“ sogar noch 1918 als *Chirotherium* bezeichnet. Ferner wurden Sedimentstrukturen als Fährten gedeutet, die mit großer Wahrscheinlichkeit anderer Entstehung sind (SPITZ 1905, Abb. 1–3). So ist die Ähnlichkeit von manchen Strömungsmarken mit Tetrapodenfährten teilweise sehr groß (MADER 1981, Taf. 2, Fig. 7; GRUMBT 1974, Abb. 45d). Derartige zweifelhafte Literaturangaben bleiben daher in der folgenden Aufstellung unberücksichtigt, ebenso wie fast alle Vorkommen im Schwarzwald, da deren stratigraphische Stellung unklar ist (s. o.).

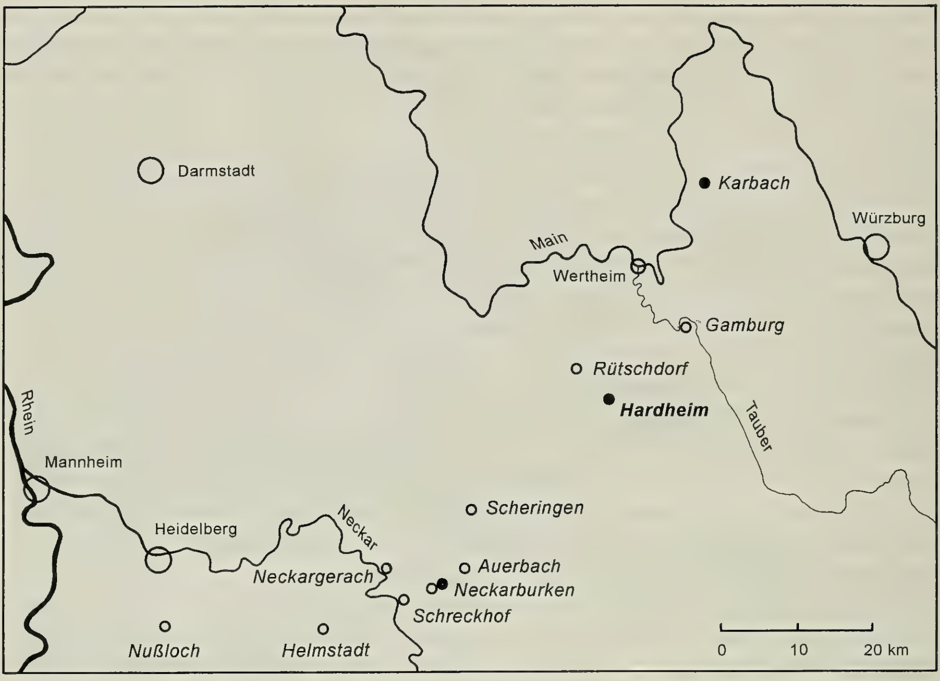

Darmstadt
Karbach
Würzburg
Main
Wertheim
Gamburg
Rütschdorf
Hardheim
Tauber
Rhein
Mannheim
Heidelberg
Neckar
Scheringen
Auerbach
Neckarburken
Neckargerach
Schreckhof
Nußloch
Helmstadt
0
10
20 km

Abb. 3. Fundorte (kursiv) von Fährten im Rötquarzit. Lage des Ausschnitts siehe Abb. 1. Kleine Kreise: Nachweise ohne Abbildungen in der Literatur; Ausgefüllte Kreise: Nachweise mit Abbildungen in der Literatur.

Eine erste Zusammenstellung hat SCHUSTER (1935: 34–35) gegeben. Danach gibt es aus dem Rötquarzit sichere Fährten von:

Karbach, Abbildung bei SCHUSTER (1935, Taf. 4).

Neckarburken, Steinbruch am Bahnhof, Abbildung bei RÜGER (1929, Taf. 1). Eine offensichtlich sehr reiche Fundstelle, an der auch GEHENN (1962: 85) noch in mehreren Horizonten Fährten gefunden hat.

Auerbach

Scheringen

Gamburg: Von DEMATHIEU & HAUBOLD (1972: 810) ist diese Fundstelle allerdings dem Thüringischen Chirotheriensandstein zugeordnet worden (s. auch PLATZ 1869: 64).

Einige weitere Vorkommen hat GEHENN (1962, Teil 1: 19) erwähnt, ohne jedoch genauere Beschreibungen oder Abbildungen zu geben. In der Belegsammlung zu der Dissertation in der Universität Heidelberg fand sich nur eine Fährte von Neckarburken. Da es sich um eine relativ neue Arbeit handelt, wird angenommen, daß die beobachteten Strukturen tatsächlich Tetrapoden-Fährten waren. Folgende Vorkommen sind angeführt:

Nußloch, Steinbruch am östlichen Ortsausgang. „Unterseite z. T. eben, meistens aber mit zahlreichen Fährtenausgüssen von *Chirotherium* sp., bis 20 cm breit u. 25 cm lang." (Teil 2: 12; s. auch BACKHAUS 1974, Taf. 1).

Helmstadt, Eisenbahneinschnitt NE der Waldmühle. „Stellenweise große, deformierte Fährtenausgüsse" (Teil 2: 54; s. auch BACKHAUS 1974, Taf. 1).

Neckargerach – Reichenbuch, Steinbruch an der Straße zwischen den beiden Orten.

Schreckhof, Steinbruch an der Ludolfsklinge.

Neckarburken, Straßeneinschnitt WSW des Ortes. „Fährtenausgüsse von *Chirotherium* sp. u. anderen Tetrapoden“ (Teil 2: 82).

In einer späteren Zusammenstellung hat HAUBOLD (1971: 409–410) einige weitere Fundorte fälschlicherweise dem Rötquarzit zugeordnet:

Gambach: Von Gambach sind zwei Fährtenfunde bekannt. 1. Der sehr alte Fund von SANDBERGER, der ihn veranlaßte, die Fundschicht „Chirotheriumbank“ zu benennen (KIRCHNER 1928, Abb. 3). Wie sich später herausstellte, handelt es sich jedoch um den Grenzquarzit, den mittleren Chirotheriensandstein (SCHUSTER 1933: 12, 18). 2. Ein Neufund aus dem Plattensandstein (SCHUSTER 1936: 44, Taf. 2).

Thüngersheim (bei DEMATHIEU & HAUBOLD (1972: 811) fälschlich Thüringersheim): Die Fährten von Thüngersheim (KIRCHNER 1928, Abb. 10) stammen aus dem Plattensandstein und dem überlagernden Grenzquarzit (SCHUSTER 1934: 23).

Aura: Die Fährten von Aura (SOERGEL 1925; KIRCHNER 1928, Abb.1–2, 4–9) stammen aus dem Thüringischen Chirotheriensandstein (SCHUSTER 1934: 34).

Adelsberg: Die stratigraphische Stellung der Funde geht aus der Beschreibung KIRCHNERS (1941: 312, Abb. 1c) nicht eindeutig hervor. Da das entsprechende geologische Kartenblatt noch nicht erschienen ist, kann dies auch nicht überprüft werden. DEMATHIEU & HAUBOLD (1972: 810, fälschlich Adelsbach) ordneten die Fährtenfunde dem Thüringischen Chirotheriensandstein zu.

Knauerndorf bei Kulmbach: Die etwa 100 Fährtenplatten der Sammlung HESSE aus der Kulmbacher Gegend stammen nach DORN (1932: 31) „aus den stratigraphisch verschiedensten Lagen der Plattensandsteinstufe.“ Da der Rötquarzit in dieser Gegend zwar geomorpholgisch noch erkennbar, lithologisch aber von dem überlagernden Plattensandstein kaum mehr unterscheidbar ist (GUDDEN 1955), dürfte eine stratigraphische Einstufung der alten Funde kaum mehr möglich sein. STEINLEIN (1953: 79) betonte daher ausdrücklich: „Von einem besonderen Chirotherien-Horizont kann man also in unserem Gebiet (Kronach-Kulmbach) nicht sprechen, und Chirotheriumfährten sind stratigraphisch nicht zu verwerten.“

Außerdem erwähnte HAUBOLD (1971: 410) einige weitere „unklare oder nicht abgebildete Formen“ aus dem Oberen Buntsandstein Baden-Württembergs. Die von ANDREAE (1893: 353) erwähnten „etwa 1 cm großen, zweiteiligen Fährten“ von Schönau stammen sicherlich nicht von Tetrapoden. Bei den von BRÄUHÄUSER (1910) beschriebenen und abgebildeten „Fährtenplatten“ von Simmersfeld handelt es sich um *Diplocraterion luniformis.* Bei den von SPITZ (1905) beschriebenen und abgebildeten „Fährten“ von Neckarsteinach, Pforzheim und Karlsruhe-Durlach handelt es sich vermutlich um Strömungsmarken oder ähnliche Bildungen, jedenfalls nicht um Tetrapodenfährten.

Eine erneute, veränderte Zusammenstellung gaben DEMATHIEU & HAUBOLD (1972: 811). Neben bereits erwähnten Fundorten führten sie auf:

Eckartshofen bei Wiesenfeld: Hierzu schrieb SCHUSTER (1935: 34): „Die Annahme ZELGER's, es handele sich um *Chirotherium barthi,* ist irrig.“ Es ist nicht ganz klar, ob damit gemeint ist, daß die Art falsch bestimmt ist, oder ob es sich, was wohl wahrscheinlicher ist, um gar keine Fährte handelt.

Kössing bei Rothenfelden (richtig: Steinbruch Kössig, Rotfelden, ORTLAM 1967: 488): Eine sichere Zuordnung der im nördlichen Schwarzwald gelegenen Fundschicht zum Rötquarzit ist aus den oben genannten Gründen derzeit nicht möglich. Zudem erscheint es nicht ganz sicher, ob es sich bei den Funden (ORTLAM 1967, Abb 12, Taf. 46, Fig. 5) wirklich um Tetrapodenfährten handelt. Auch die Erzeugung der „Schwanzschleifspur“ durch einen Tetrapoden (ORTLAM 1968, Taf. 57, Fig. 1) erscheint zweifelhaft.

Auf folgende Fundstellen gibt es weitere, noch nicht in die Sekundärliteratur übernommene Hinweise:

Ruppen bei Kronach: SCHREIBER (1956: 17) erwähnte aus dem „Fränkischen Chirotherienhorizont“ eine 7,5×6 cm große Fährte von *Chirotherium,* ohne aber nähere Angaben darüber zu machen.

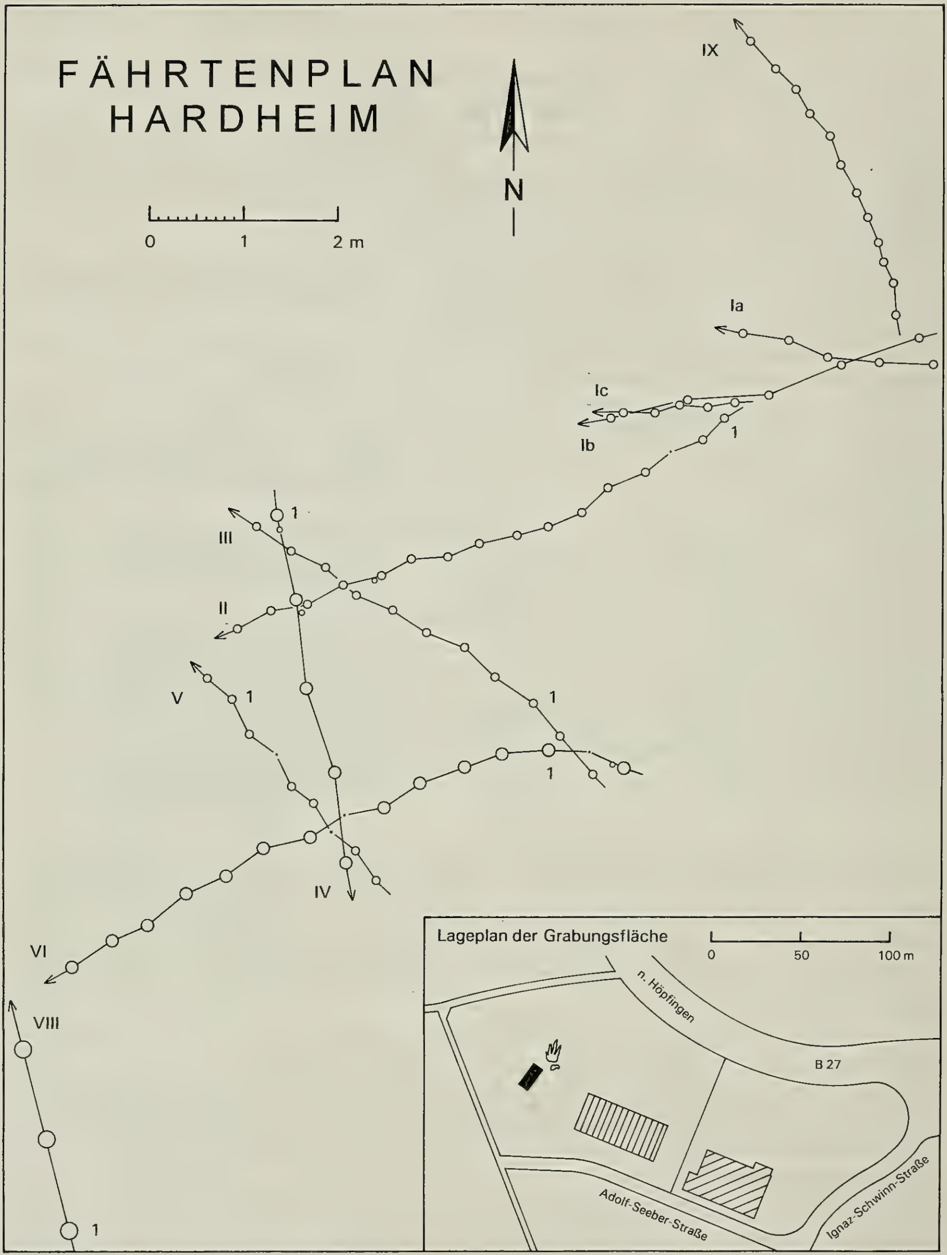

FÄHRTENPLAN
HARDHEIM
0
1
2 m
N
IX
Ia
Ic
Ib
1
III
II
V
VI
VIII
IV
Lageplan der Grabungsfläche
0
50
100 m
n. Höpfingen
B 27
Adolf-Seeber-Straße
Ignaz-Schwinn-Straße

Abb. 4. Fährtenplan Hardheim. Große Kreise: *Chirotherium barthii*; mittelgroße Kreise: *Isochirotherium felenci*; kleine Kreise: *Chirotherium sickleri* und Chirotheriidae inc. sed. Punkte: Trittsiegel nicht gefunden oder nicht einmeßbar. Festgestellte Handeindrücke sind als zusätzliche kleinste Kreise eingetragen. Die Pfeile geben die Laufrichtung an. Römische Ziffern: Nummer der Fährte; 1: Trittsiegel Nr. 1 innerhalb einer Fährte, Numerierung fortlaufend in Laufrichtung.

Rütschdorf bei Hardheim: GÜNZBURGER (1936: 21) erwähnte „eine frisch herausgeackerte Platte mit drei Fährten von *Chirotherium*", geborgen „nördlich von Rütschdorf auf dem Gewann Steinmauer."

Wenn auch viele Fährtenvorkommen irrtümlich dem Rötquarzit zugeschrieben worden sind, verbleiben dennoch insgesamt elf Vorkommen, die als gesichert erscheinen (Abb. 3). Darunter stellen die Neufunde von Hardheim die ersten vollständig dokumentierten Fährtenfolgen mehrerer verschiedener Tiere dar.

4. Beschreibung der Fährten

Bei den entdeckten Fährten können unterschieden werden: *Chirotherium sickleri* KAUP 1835, *Chirotherium barthii* KAUP 1835, *Isochirotherium felenci* COUREL & DEMATHIEU 1976, zwei Chirotheriidae incertae sedis und *Rhynchosauroides* MAIDWELL 1911. Aus der Erhaltung der Fährten läßt sich ableiten, daß das Sediment zur Zeit ihrer Entstehung sehr plastisch war. Die größeren Archosaurier sind beim Auftreten zum Teil bis über 70 mm in den Untergrund eingesunken. Auch sind „Kurzzehfährten" im Sinne von SOERGEL (1925: 36) recht häufig, welche oft kaum mehr als Trittsiegel erkennbar sind. Aber durch das sehr umfangreiche Material von 10 Fährten mit bis zu 16 Trittsiegeln konnten genügend bestimmbare Trittsiegel für konkrete Aussagen gewonnen werden.

Verteilung und Orientierung der Fährten sind im Fährtenplan (Abb. 4) dargestellt. Außerdem wird die Orientierung der Fährten veranschaulicht durch ein Vektorschaubild (Abb. 5): Die Fährten II und VI verlaufen von ENE nach WSW und sind fast parallel. Ib und Ic liegen fast übereinander und verlaufen etwa von E nach W. Die Laufrichtungen von 7 Fährten liegen im Azimutbereich 263°–349°. Die drei

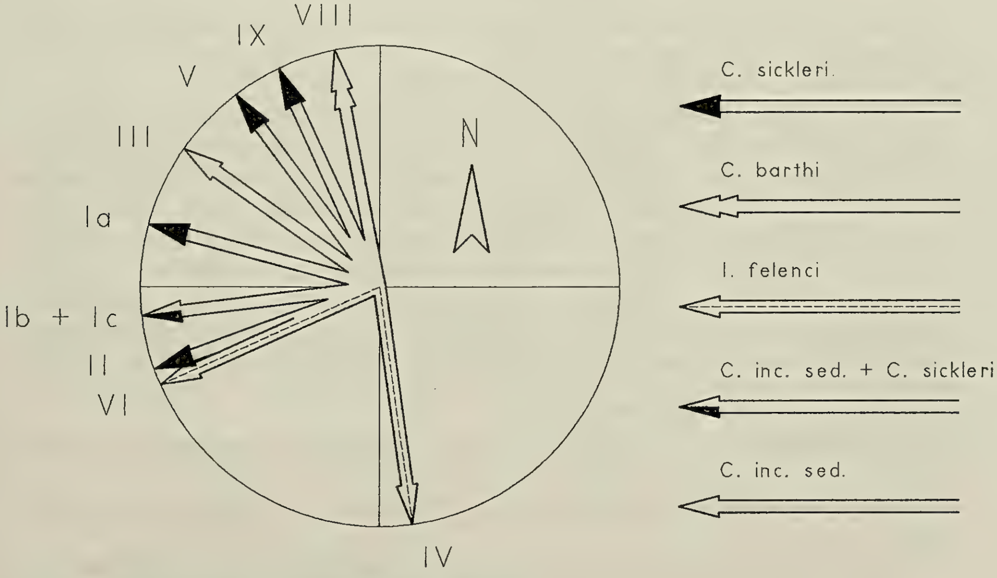


Abb. 5. Vektorschaubild der Hardheimer Fährten.

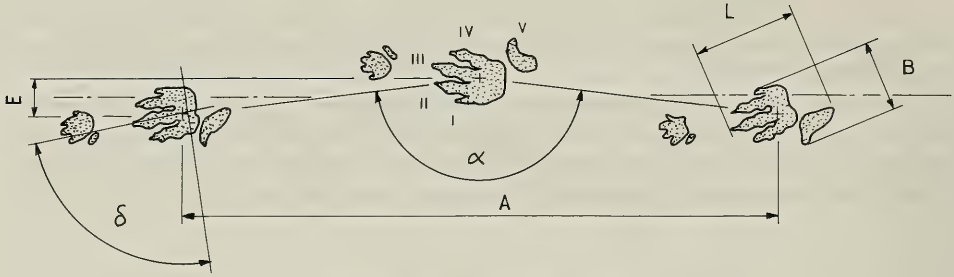


Abb. 6. Darstellung der wichtigsten Meßgrößen einer Tetrapoden-Fährte (verändert nach Haubold 1984): A: Stride („Doppelschritt"); E: Gangbreite der Füße; L u. B: Länge und Breite des Fußeindrucks; δ: Kreuzachse des Fußes (Linie der Metatarsus-Phalangengelenkverbindung zur Achse von Zehe III); α: Schrittwinkel der Füße. Vom Schrittwinkel zu unterscheiden ist der Schreitwinkel (Projektion der Extremitäten auf die Sagittalebene).

restlichen liegen im Azimutbereich 172°–250°. Fährte IV ausgenommen, sind alle Laufrichtungen in einem Winkelbereich von Azimut 246° bis Azimut 349° enthalten. Insgesamt betrachtet scheint es bei der Entstehung der Fährten somit eine Vorzugs-Bewegungsrichtung gegeben zu haben, welche nach heutiger Orientierung der Fährtenfläche etwa von ESE nach WNW anzusetzen ist.

Die im Text verwendeten Meßgrößen für Fährten und Einzeltrittsiegel sowie die Numerierung der Fußzehen ist in Abb. 6 dargestellt. Die Tab. 1 bis 3 enthalten die ausführlichen Zahlenangaben zu nachfolgenden Beschreibungen.

4.1. *Chirotherium sickleri* Kaup 1835

Abb. 7; Taf. 1, Fig. 3–6

Synonyme: *C. bipes* Berthold, *C. minus* Sickler, *C. bornemanni* Willruth, *C. baesleyi* Nopcsa, *C. pfeifferi* Soergel. Ausführliche Synonymieliste bei Haubold (1971).

Vorkommen: Olenek bis unteres Anis (Deutschland, England, Arizona).

Diagnose (nach Peabody 1948): „Fährte schmal, Stride lang, Schrittwinkel 160°; Fußlänge maximal 15,5 cm, durchschnittlich 9 cm, Fußzeh IV wenig kürzer als III, aber beträchtlich länger als II, Zehen ohne eindeutige Polster, außer Zeh V, der ein schmales Polster in Höhe der Metatarsal-Phalangenverbindung hat; Handzeh IV ist kürzer als III, Zeh V ist in seiner Stellung variabel. Bei den Fußeindrücken fehlt oft der V. Zeh." (Maximale Fußlänge erweitert auf 155 mm nach Haubold 1971: 455.)

Vorliegendes Material: Fährten II und V aus Hardheim. Sehr wahrscheinlich gehören auch die schlecht überlieferten Fährten Ia, Ic und IX zu *C. sickleri*. Es ist hier allerdings keine statistische Auswertung möglich. Archivierte Trittsiegel: Ic/9 (Nr. 80135), II/8 (Taf. 1, Fig. 5; Nr. 80134), II/12 (Abb. 7B; Taf. 1, Fig. 3; Nr. 80125), V/1 (Abb. 7A; Taf. 1, Fig. 4; Nr. 80126), V/2 (Taf. 1, Fig. 6; Nr. 80136).

An den Hardheimer *C. sickleri*-Fährten sind folgende Hauptmerkmale beobachtbar:

1. Zehe V ist deutlich isoliert von der schmalen Metatarsus-Phalangengelenkregion I–IV.

2. Zehe I ist relativ kurz, schmiegt sich eng an Zehe II an und ist daher im Eindruck oft nicht mehr unterscheidbar.

3. Zehe III ist die längste.

4. Die bei gut überlieferten Trittsiegeln eindeutige Längenabstufung I < II < IV < III der Zehen ist bei den Hardheimer Fährten oft nicht eindeutig erkennbar.

5. Die Fußlänge liegt mit durchschnittlich 151 mm an der Obergrenze für diese Fährtenart.

Krallenspuren sind nur in sehr wenigen Fällen (vgl. Abb. 7A) erkennbar, und Phalangengelenkpolster können ebenfalls meist nicht identifiziert werden. Lediglich bei einem einzigen Trittsiegel ist ein Handeindruck erkennbar (Abb. 7B). Fehlende Handeindrücke sind bei *Chirotherium sickleri* häufig (Haubold 1971: 452) und haben auch zur Aufstellung der synonymen Art *C. bipes* geführt. Eine so ausgeprägte Bipedie wie in Hardheim wurde allerdings bis jetzt nicht beobachtet. Vergleichbar sind nur die *C. sickleri*-Fährten auf Platte II des Winzerschen Steinbruchs von 1834 (Haubold 1971: 454 und Haubold 1984, Abb. 79), welche allerdings kleiner sind.

Die Schrittwinkel betragen 148°–166°, was auf voll erhobene Gliedmaßenstellung schließen läßt. Für Doppelschritt, Schrittwinkel und Gangbreite sind die Variabilitäten in Tabelle 3 dargestellt. Die Variabilitäten von Schrittwinkel und Doppelschritt liegen unter 10% oder wenig darüber. Zu wesentlich größeren Variabilitäten kommt es bei der Gangbreite. Dies hat wahrscheinlich seine Ursache im zur Zeit der Fährtenentstehung sehr weichen Substrat. Das Verhältnis Länge/Breite des Fußes liegt mit einem Mittelwert von 1,77 in der gleichen Größenordnung wie die von Haubold (1971) ermittelten Werte von etwa 1,65.

Durch die Hardheimer Funde von *Chirotherium sickleri* ergeben sich neue Aspekte hinsichtlich der Identität des Fährtenerzeugers. Dieser Problematik ist Kapitel 5 gewidmet.

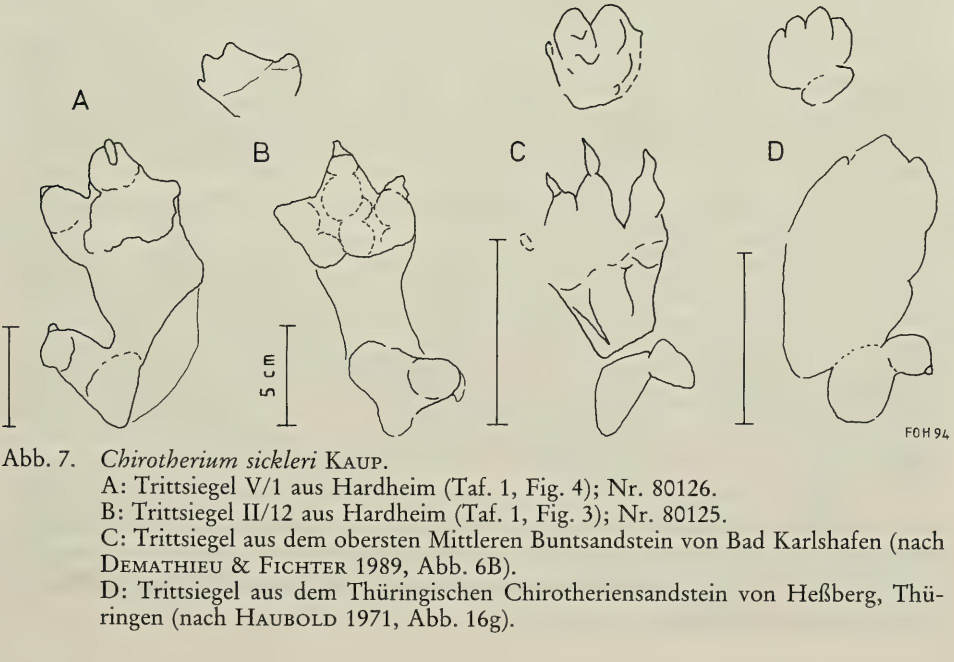


Abb. 7. *Chirotherium sickleri* Kaup.
A: Trittsiegel V/1 aus Hardheim (Taf. 1, Fig. 4); Nr. 80126.
B: Trittsiegel II/12 aus Hardheim (Taf. 1, Fig. 3); Nr. 80125.
C: Trittsiegel aus dem obersten Mittleren Buntsandstein von Bad Karlshafen (nach Demathieu & Fichter 1989, Abb. 6B).
D: Trittsiegel aus dem Thüringischen Chirotheriensandstein von Heßberg, Thüringen (nach Haubold 1971, Abb. 16g).

4.2. *Chirotherium barthii* KAUP 1835

Taf. 2, Fig. 1–2

Synonyme: *C. majus* SICKLER, *C. storetonense* MORTON, *C. gallicum* WILLRUTH, *C. vorbachi* KIRCHNER, *C. higuerensis* RUSCONI. Ausführliche Synonymieliste bei HAUBOLD (1971).

Vorkommen: Olenek bis Ladin, weltweit (Deutschland, England, Frankreich, Spanien, Argentinien, Arizona).

Diagnose (nach PEABODY 1948): „Fährten großer Chirotherien mit geringer Gangbreite, Schrittwinkel um 170°, aber relativ geringe Stridelänge, Verhältnis von Stride:Fußlänge etwa 5:1; die Hand ist stärker auswärts gedreht als der Fuß; Fußzehengruppe I–IV ist relativ lang, nicht kurz und breit wie die anderer großer Chirotherien, der Fuß zeigt eine schwache Ausbildung spezieller Polster, die mehr oder weniger unter den einzelnen Zehengelenken liegen; ein großes rundes Polster bedeckt die Basis von Zehe II und III; Zehe IV ist kürzer als III und ebenso lang wie II; Zehe V liegt mit einem großen Polster nahe der Metatarsal-Phalangenverbindung hinter Zehe IV; die maximale Fußlänge überschreitet nicht 25 cm; die Klauen sind im Umriß dreieckig; Fußzehe V kann posterior durch einen Metatarsalrücken verlängert sein.“

Vorliegendes Material: Fährte VIII aus Hardheim. Archiviertes Trittsiegel: VIII/3 (Taf. 2, Fig. 1–2; Nr. 80131).

An der Hardheimer *C. barthii*-Fährte sind folgende Hauptmerkmale erkennbar:

1. Der Fuß ist fünfzehig, und die Längen der ersten vier Zehen verhalten sich wie I < II < IV < III.
2. Zehe V liegt hinter den vier ersten, ist kurz und nach hinten außen gekrümmt.
3. Zehen I bis IV haben kräftige Krallen.
4. Zehe III ist die längste.
5. Die Zehen II, III und IV sind breiter als Zehe I.
6. Der Fuß ist länger als breit mit etwa L/B=1,7.
7. Die Fährte ist schnürend, und es ist kein Handeindruck feststellbar.

Mit einer Stridelänge von 1995 mm und einem Schrittwinkel von 180° ist Fährte VIII vergleichbar einer von DEMATHIEU & LEITZ (1982, Abb. 7B) beschriebenen Fährte. Der Mittelwert der Stridelängen von *C. barthi* liegt bei etwa 1100 mm (HAUBOLD 1971), und wahrscheinlich deutet die hier vorliegende große Stridelänge auf schnellen Gang und folglich einen größeren Schreitwinkel von etwa 60° bis 70°. Dies zugrundegelegt erhalten wir wie bei DEMATHIEU & LEITZ (1982) eine Länge der Hinterextremitäten von 110–130 cm.

An den Flanken des Fußreliefs können vertikale Leisten beobachtet werden (Taf. 2, Fig. 2). Diese lassen sich nur als Abbilder von Riefen erklären, welche laterale Körnerschuppen der Haut beim Einsinken des auftretenden Fußes erzeugt haben. Die hier beobachteten Strukturen entsprechen sehr genau der Beschreibung von SOERGEL (1925: 14), nur treten bei Fährte VIII diese Strukturen hauptsächlich an der Innenseite von Zehe I, II und III auf. Dies läßt sich leicht dadurch erklären, daß der Fuß beim Auftreten im weichen Sediment nach außen rutschte.

DEMATHIEU & LEITZ (1982: 81) haben dargelegt, daß der Erzeuger von *C. barthii* sehr wahrscheinlich nicht unter den großen Pseudosuchiern der Mitteltrias zu suchen ist und wahrscheinlich ein Vorfahr der Theropoden war (DEMATHIEU & HAUBOLD 1978). Neue Aspekte werden in Kapitel 5 in Zusammenhang mit *Chirotherium sickleri* dargestellt.

4.3. *Isochirotherium felenci* Courel & Demathieu 1976

Abb. 8; Taf. 3

Vorkommen: Anis von Largentière (Ardèche, Frankreich) und Hardheim (Nordbaden, Süddeutschland).

Diagnose (nach Courel & Demathieu 1976): „Im Fuß ist die lange und dünne Zehe I an Zehe II angeschmiegt, und man kann nur ein Metatarsus-Phalangengelenkpolster für beide Strahlen beobachten. Die gut entwickelte Kralle von Zehe I ist oft zur Mittellinie der Fährte hin gekrümmt. Der zweite Strahl ist wenig kürzer als der längste dritte. Der vierte, welcher wenig kürzer ist als der erste, divergiert stark vom dritten. Die Krallen der ersten vier Zehen sind kräftig. Der sichtbare Teil der Ballenpolster ist fast immer sehr ausgedehnt und proximal scharf begrenzt. Zehe V ist kurz und gekrümmt oder geradlinig, aber sie ist nicht immer sichtbar. Der Winkel, welcher von der Achse des dritten Strahls mit der Achse der Metatarsus-Phalangengelenke gebildet wird, ist recht klein (77°). Die im Verhältnis zum Fuß kleine Hand (ungefähr 1/7), erscheint fast quadratisch. Der zweite Finger ist der längste und der fünfte ist selten sichtbar.“

Vorliegendes Material: Fährten IV und VI aus Hardheim. Archivierte Trittsiegel: IV/4 (Taf. 3, Fig. 1; Nr. 80127), VI/−1 (Taf. 3, Fig. 3; Nr. 80128), VI/2 (Taf. 3, Fig. 4; Nr. 80129), VI/4 (Nr. 80130).

Isochirotherium felenci wurde erstmalig in kieseligen triassischen Sandsteinen des Nordostrandes des französischen Zentralmassivs gefunden, welche ins Obere Anis gestellt werden. Bis zum Bekanntwerden der Hardheimer Fährten war diese Fährtenart auf das Département Ardèche beschränkt.

An den Hardheimer Isochirotheria sind folgende Hauptmerkmale beobachtbar:

1. Der Fuß ist fünfzehig. Zehe III ist die längste, Zehe II ist nur wenig kürzer. Zehe I und IV sind kurz, wobei I etwas kürzer als IV ist. Zehe V ist etwa gleich lang wie Zehe IV. Wahrscheinlich ist der proximale Teil des Metatarsus-Phalangengelenkpolsters von Zehe V oft nicht ganz eingedrückt.
2. Die Fußzehen divergieren wenig, aber die Zehenwinkel zeigen große Variabilität, wie dies oft der Fall ist.
3. Die Krallen sind bis auf wenige Ausnahmen nur schlecht erkennbar und sind an ihrem distalen Ende abgerundet (Taf. 3 Fig. 1). Die Kralle von Zehe I ist die größte.
4. Phalangengelenkpolster sind andeutungsweise erkennbar an den Zehen II, III und IV.

Nur bei wenigen Trittsiegeln ist ein undeutlicher Handeindruck erkennbar (vgl. Abb. 4 und Abb. 8c). Wir haben daher im Erzeuger von *Isochirotherium felenci* ein fakultativ bipedes Tier vor uns oder doch zumindest einen Archosaurier, bei welchem die Vordergliedmaßen stark entlastet waren.

Die statistische Analyse (Tab. 1) zeigt eine gute Gleichartigkeit der Stichproben. Die Cramer-Tests sind generell ziemlich hoch und zeigen eine zuverlässige Verteilung der Meßwerte an, wie dies in einer einzigen Fährtenart zu erwarten ist. Die Zehenwinkel ausgenommen, sind die Variabilitäten niedriger als 15% und ihr Mittelwert liegt bei ungefähr 10%. Die Studie der Verhältnisse (Tab. 2) zeigt größere Variabilitäten als die Variabilitäten der Einzelmaße (Tab. 1). Die Ursache hierfür liegt in den schlechten Fortbewegungsbedingungen der Tiere auf weichem Untergrund.

Die Stridelängen von Fährte IV sind fast genau doppelt so groß wie bei Fährte VI (1880 mm und 936 mm), wobei gleichzeitig die Schrittwinkel nicht sehr verschieden

Tab. 1. Maße des Fußes und Parameter der Häufigkeitsverteilung der Hardheimer Fährten. ML u. MB: Länge und Breite der Fußzehengruppe I–IV.

Merkmale	Zahl	Mittelwert	Standardabweichung	Variabilität (%)	Vertrauensgrenzen für den Mittelwert 5%	Cramer-Test		
						Asymmetrie	Test Variable a	Wahrscheinlichkeit (%) x>a
I. felenci								
Zehe (mm) I	8	82,8	6,319	7,6	77,4 ; 88,1	−0,373	0,50	62
II	8	105,4	7,170	6,8	99,3 ; 111,4	−0,453	0,60	55
III	8	113,4	9,783	8,6	105,1 ; 121,6	−0,078	0,10	92
IV	8	87,0	10,744	12,3	78,0 ; 96,0	0,185	0,25	80
V	7	95,1	11,261	11,8	84,7 ; 105,6	−1,097	1,38	17
Fuß (mm) L	7	190,9	16,728	8,8	175,3 ; 206,4	−0,812	1,02	31
B	6	147,3	21,182	14,4	125,1 ; 169,6	−0,676	0,80	43
ML	8	118,8	9,392	7,9	110,8 ; 126,6	−0,568	0,76	45
MB	8	133,8	16,403	12,3	120,0 ; 147,5	−0,789	1,05	29
Winkel (°)								
II–IV	8	32,4	15,165	46,8	19,6 ; 45,1	0,145	0,19	98
I–IV	8	49,0	16,895	34,5	34,8 ; 63,2	0,090	0,12	91
I– V	6	65,5	16,790	25,6	47,8 ; 83,2	0,632	0,75	45
C. sickleri								
L	4	150,8	6,238	4,1	140,8 ; 160,7	1,869	1,84	07
B	4	85,8	9,535	11,1	70,5 ; 101,0	0,628	0,62	54
C. barthii								
L	3	231,7	6,110	2,64	216,5 ; 246,9	–	–	–
B	3	141,7	15,948	11,3	102,1 ; 181,3	–	–	–

Tab. 2. Meßwert-Verhältnisse des Fußes und Parameter der Häufigkeitsverteilung der Hardheimer Fährten.

Merkmale	Zahl	Mittelwert	Standard-abweichung	Variabilität (%)	Vertrauensgrenzen für den Mittelwert 5%	Korrelationen	
						Beobachter Koeffizient	niedrigster Wert des Koeffizienten (5%)
I. felenci							
II/ I	8	1,28	0,0936	7,3	1,19 ; 1,36	0,419	0,707
III/ I	8	1,37	0,1569	11,5	1,23 ; 1,50	0,021	„
III/ II	8	1,08	0,0405	3,8	1,04 ; 1,11	0,908	„
III/IV	8	1,31	0,1091	8,3	1,22 ; 1,41	0,715	„
III/ V	7	1,20	0,2504	20,8	0,97 ; 1,44	−0,706	0,755
IV/ I	8	1,06	0,1562	14,8	0,92 ; 1,19	0,042	0,707
IV/ II	8	0,83	0,0946	11,4	0,74 ; 0,91	0,443	„
L/ B	6	1,31	0,2695	20,5	1,03 ; 1,60	−0,325	0,811
ML/MB	8	0,90	0,0936	10,4	0,81 ; 0,97	0,547	0,707
L/III	7	1,72	0,2714	15,8	1,47 ; 1,98	0,734	0,755
ML/III	8	1,05	0,0909	8,6	0,98 ; 1,13	0,458	0,707
C. sickleri							
L/ B	4	1,77	0,189	10,7	1,47 ; 2,08	0,111	0,950
C. barthii							
L/ B	3	1,72	0,096	5,6	1,48 ; 1,96	–	–

Tab. 3. Maße der Gesamt-Fährten.

	Zahl	Doppelschritt Mittelwert (mm)	Schrittwinkel der Füße Mittelwert (°)	Neigung v. III zur Mittellinie (°)	Gangbreite E (mm)
C. sickleri					
Ia	3	1023 ± 193	166 ± 26	–	68 ± 34
Ic	3	587 ± 57	148 ± 23		82 ± 14
II	14	754 ± 29	157 ± 7	0 bis 18	95 ± 22
V	7	690 ± 64	150 ± 6	–	91 ± 22
IX	10	606 ± 52	157 ± 7	–	66 ± 18
C. barthii					
VIII	1	1995	180	–	0
C. inc. sed.					
Ib	3	1690 ± 43	169 ± 22	–	105 ± 62
III	9	900 ± 42	159 ± 10	0 bis 10	80 ± 28
I. felenci					
IV	3	1880 ± 43	169 ± 13	+ 20	50 ± 0
VI	11	936 ± 45	159 ± 6	+ 15	85 ± 13

sind (169° und 159°). Deutliche Unterschiede zeigen die Gangbreiten (50 mm und 85 mm). Diese Werte sind charakteristisch für verschiedene Fortbewegungsgeschwindigkeit der Fährtenerzeuger. Der Erzeuger von Fährte IV schritt schneller als der Erzeuger von Fährte VI, wie sich auch aus der kleineren Gangbreite ablesen läßt. Bei ungefähr gleicher Fußlänge führt dies zu unterschiedlichen Schreitwinkeln bei etwa gleicher Gliedmaßenlänge. Nimmt man einen Schreitwinkel von 70° für den Erzeuger von Fährte IV und einen Schreitwinkel von 30° für der Erzeuger von Fährte VI an, so kommt man in beiden Fällen auf eine Länge der Hintergliedmaßen von etwa 110 cm. Die Rumpflänge ist wegen des weitgehenden Fehlens von Handeindrücken schwierig zu schätzen und dürfte 75 cm bis 85 cm betragen haben, woraus sich wiederum eine Gesamtlänge des Tieres von etwa 3 m bis 4 m ableiten läßt.

Wie bereits ausführlich dargelegt, handelt es sich bei den Erzeugern von Isochirotherien mit sehr kleinen Händen am wahrscheinlichsten um hochbeinige Krokodilier (HADERER 1991).

In sehr ähnlicher Weise wie bei *C. barthii* lassen sich hier auch die Riefen der lateralen Körnerschuppen der Haut beobachten. Es besteht lediglich ein Unterschied: Bei *I. felenci* sind, wie aus der Querschnittsform der Leisten ersichtlich ist, die Schuppen zumindest bei Fährte VI nicht konvex, sondern abgeplattet (Taf. 3, Fig. 5). Dies entspricht den Verhältnissen bei rezenten Krokodiliern. Einzelfährte IV/4 (Taf. 3, Fig. 1 und 2) zeigt allerdings, daß innerhalb einer Fährtenart die Form der Körnerschuppen nicht gleich sein muß.

4.4. Chirotheriidae incertae sedis

Taf. 2, Fig. 3–4

Vorliegendes Material: Fährten Ib und III. Archivierte Trittsiegel: Ib/2 (Taf. 2, Fig. 3; Nr. 80133), III/2 (Taf. 2, Fig. 4; Nr. 80132).

Die schlecht erhaltenen Fährten Ib und III gestatten keine nähere Bestimmung. Erkennbar sind an manchen Einzelfährten nur mehr oder weniger nach vorne gerich-

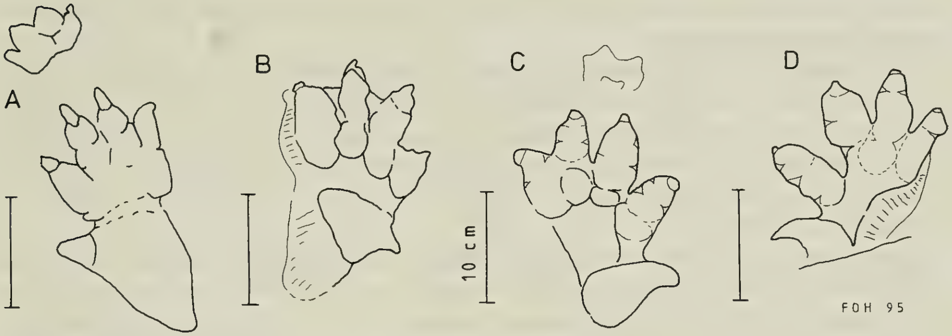


Abb. 8. *Isochirotherium felenci* Courel & Demathieu.
A: Typus nach Courel & Demathieu (1976).
B bis D: Trittsiegel aus Hardheim.
B: IV/4, (Taf. 3, Fig. 1); Nr. 80127.
C: VI/−1, (Taf. 3, Fig. 3); Nr. 80128.
D: VI/2, (Taf. 3, Fig. 4); Nr. 80129.

tete Fußzehen I-IV. Dennoch konnten die Maße der Gesamtfährten aufgenommen und ausgewertet werden.

Für Fährte Ib ergeben sich folgende Durchschnittswerte: Stride 1690 mm, Schrittwinkel 169°, Gangbreite 105 mm. Eine außerordentlich große Variabilität bei der Gangbreite hängt auch hier wohl mit dem zur Zeit der Fährtenentstehung weichen Substrat zusammen. Fährte III weist im Durchschnitt 900 mm Stride, 159° Schrittwinkel und 80 mm Gangbreite auf.

Wegen des Fehlens von Meßwerten für die Fußlängen können die Proportionen der Fährtenerzeuger nur unvollständig abgeschätzt werden. Nimmt man einen Schreitwinkel von etwa 40° an, so ergibt sich eine Länge der Hinterextremität von ungefähr 80 cm für Fährte III und ungefähr 150 cm für Fährte Ib.

4.5. *Rhynchosauroides* Maidwell 1911
Taf. 2, Fig. 5

Die Bedeutung von Fährten vom Typ *Rhynchosauroides* für die Fährtenfläche von Hardheim ist nicht eindeutig. Auf vielen Platten sind undeutliche drei- oder vierzehige kleine Eindrücke erkennbar; aber weder können diese bestimmt werden, noch sind zusammenhängende Fährtenzüge identifizierbar. Dennoch ist es möglich, daß die zum Teil sehr unruhige Oberfläche der Hardheimer Platten aus sehr eng beieinanderliegenden kleinen Eindrücken besteht. Bei vielen der kleinen Erhebungen sind nämlich an den höchsten und damit ursprünglich tiefsten Bereichen Krallenspuren erkennbar. Die im Vergleich zu den großen Archosauriern leichten Erzeuger von *Rhynchosauroides* waren, obwohl wahrscheinlich zahlreich vorhanden, einfach nicht schwer genug, um bei der zur Entstehungszeit der Fährten vorhandenen Plastizität des Sediments eindeutige Eindrücke zu hinterlassen.

Die einzigen einigermaßen bestimmbaren Funde sind Lesefunde aus der unmittelbaren Umgebung der Grabungsfläche, stammen aber nicht von dieser selbst: Manche Trittsiegel erinnern an *Rhynchosauroides schochardti* (Rühle v. Lilienstern), andere wiederum an *Rhynchosauroides peabodyi* (Faber). Somit kann für die Hardheimer *Rhynchosauroides*-Fährten keine eindeutige Zugehörigkeit der Fährtenerzeuger bestimmt werden.

Die Erzeuger von *R. peabodyi*-Fährten werden mit Archosauriern in Verbindung gebracht (Demathieu & Oosterink 1983: 12); für die Erzeuger von *R. schochardti* sind ebensogut Lepidosaurier möglich (Demathieu & Fichter 1989: 125). Außerdem kommt erschwerend hinzu, daß *R. peabodyi* und *R. schochardti* nicht in jedem Fall sicher gegeneinander abgegrenzt werden können (Demathieu & Fichter 1989: 124).

Ob zwischen den *Rhynchosauroides*-Erzeugern und den großen Archosauriern ein ökologischer Zusammenhang besteht, läßt sich ebenfalls nicht feststellen. Da nur für die Fährten IV und VIII beschleunigte Gangart sicher nachgewiesen ist, erscheint eine direkte Jäger-Beute-Beziehung eher unwahrscheinlich.

5. Das Hardheimer *Chirotherium sickleri*

Der Erzeuger von *C. sickleri*-Fährten war ein fakultativ bipeder Archosaurier, wie bereits ältere Funde belegt haben (Haubold 1971: 454). Der Trend zur Bipedie ist bei den Hardheimer Funden besonders ausgeprägt. Dies trifft selbst dann zu, wenn bedingt durch die unruhige Sedimentoberfläche manche Handeindrücke nicht überliefert sind.

5.1. Rekonstruktion des Erzeugers

Chirotherium sickleri variiert stark hinsichtlich absoluter Größe und dem Verhältnis Stride:Fußlänge (vgl. Haubold 1971: 455). Es kommt hier die Beziehung zum Ausdruck, daß eine Fährtenart wahrscheinlich einer osteologischen Gattung entspricht, wie von Peabody (1948) und Fichter (1982) dargelegt wurde. Folglich kann hier keine generelle, sondern nur eine auf die in Hardheim vorliegenden Fährtenproportionen zugeschnittene Rekonstruktion vorgelegt werden: Für die sicher als *Chirotherium sickleri* bestimmbaren Hardheimer Fährten ergibt sich bei einer Fußlänge von durchschnittlich 151 mm ein Durchschnittswert von 4,8:1 für das Verhältnis Stride:Fußlänge, welcher den Werten um 5:1 bei großen *Chirotherium sickleri* gut entspricht (vgl. Haubold 1971: 455).

Die Rekonstruktion des Hardheimer *C. sickleri* (Abb. 9) geht nun davon aus, daß es sich bei den Erzeugern von *C. sickleri* um die Nachfahren der Erzeuger von *Synaptichnium* cf. *pseudosuchoides* handelt, wobei diese sehr wahrscheinlich *Turfanosuchus*-ähnliche Thecodontier waren (Haderer 1993). Man gelangt daher zu der Rekonstruktion eines Erzeugers von *C. sickleri,* indem man die Rekonstruktion des Erzeugers von *Synaptichnium* cf. *pseudosuchoides* (Haderer 1993, Abb. 3) wie folgt verändert:

Erstens wird die Länge des Oberschenkels bei Projektion auf die Sagittalebene um 15% vergrößert (vgl. Haderer 1993: 28). Dies entspricht voll erhobener Gliedmaßenstellung, wie sie aus 148° bis 166° Schrittwinkel des Hardheimer *C. sickleri* abgeleitet werden kann.

Zweitens wird der Abstand Glenoid-Acetabulum so weit vergrößert, daß die Hand eindeutig vor dem distalen Ende des Eindruckes des Fußes zu liegen kommt. Dies entspricht *C. sickleri* im allgemeinen und der einzigen in Hardheim erhaltenen Einzelfährte mit Handeindruck im besonderen.

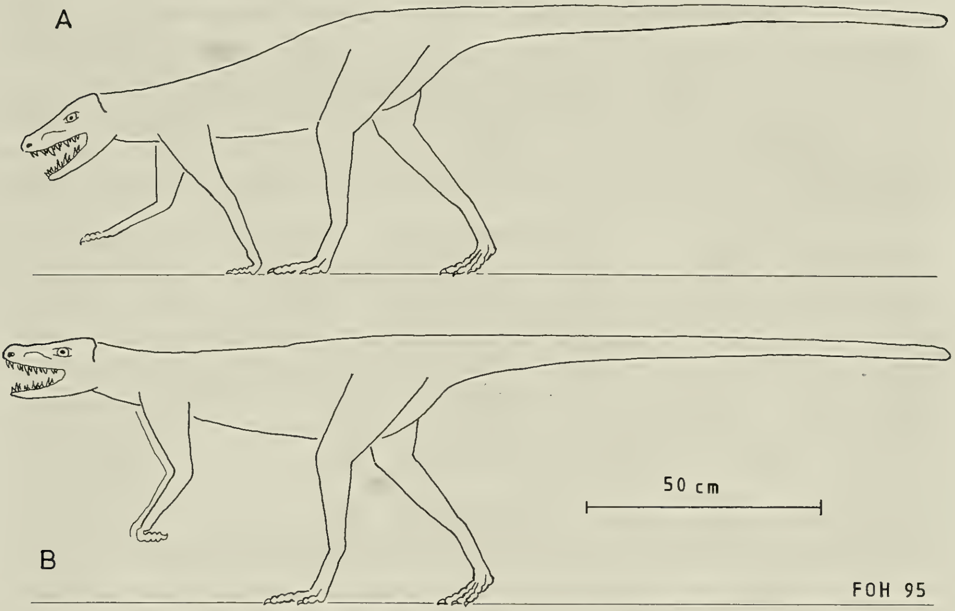


Abb. 9. A: Habitusbild des Erzeugers großer Formen von *Chirotherium sickleri,* nach den Proportionen der Hardheimer Fährten.
B: Habitusbild des Hardheimer *Chirotherium sickleri* bei bipeder Fortbewegung.

Drittens wird ein Schreitwinkel von etwa 40° für die Hintergliedmaßen angenommen, wie er für nicht beschleunigte Fortbewegung eines ziemlich großen Tieres charakteristisch ist (Demathieu 1987). Bei voll erhobener Gliedmaßenstellung ergibt dies entsprechend verlängerte Hintergliedmaßen.

Viertens wird eine Fußhaltung mit steil aufgerichtetem Metatarsus angenommen, wie sie bereits von Peabody (1948) (vgl. Haubold 1984, Abb. 83) für *C. sickleri* erarbeitet wurde.

Diese so abgeleitete Rekonstruktion (Abb. 9A) entspricht nun den Proportionen des Hardheimer *C. sickleri,* da sich auch hier ein Wert von etwa 5:1 für das Verhältnis Stride:Fußlänge ergibt. Sie gilt sehr wahrscheinlich für alle sehr großen *C. sickleri* mit einem Wert um 5:1 für das Verhältnis Stride:Fußlänge. Für kleine *C. sickleri* mit einem Wert um 7:1 für das Verhältnis Stride:Fußlänge gilt nach wie vor die von Haubold (1967: Abb. 11) gegebene Rekonstruktion.

Bedingt durch seinen langen, *Turfanosuchus*-ähnlichen Schwanz und die dadurch bedingte Lage des Körperschwerpunkts wenig unterhalb der Beckenmitte, konnte das Hardheimer *C. sickleri* auch ohne Einschränkungen zu bipeder Gangart übergehen ohne dabei zu rennen. Nach den Proportionen der Fährten können wir uns den Erzeuger der *C. sickleri*-Fährten in Hardheim daher vorstellen wie in Abb. 9B dargestellt: Abb. 9 entspricht mit einem Verhältnis Stride:Fußlänge von 5:1 sehr genau den Proportionen von Fährte II mit einem Verhältnis der Durchschnittswerte Stride:Fußlänge = 754:151.

5.2. Hardheim und der Waldshuter Rauisuchier

Ebenfalls im Oberen Buntsandstein wurden von dem Hobbypaläontologen F. Falkenstein bei Waldshut (Abb. 1) Knochen eines Rauisuchiers gefunden (Falkenstein 1994). Nachdem Soergel (1925) bereits Pseudosuchier als Urheber von *Chirotherium*-Fährten vermutet hatte, und Krebs (1965) die Rauisuchier anhand von *Ticinosuchus* als Erzeuger chirotheriider Fährten darlegen konnte, kommt diesem Fund besondere Bedeutung zu.

Obwohl die Hinterextremitäten nicht überliefert sind, läßt das gefundene linke Ilium nach Dr. R. Wild (persönliche Mitteilung) auf einen möglichen Vorfahren der Poposauriden schließen, welcher sich zumindest fakultativ biped fortbewegen konnte. Eine endgültige Aussage ist derzeit noch nicht möglich, da sich andere Skeletteile noch in Präparation befinden. Sollten sich diese Annahmen jedoch bestätigen, so würden sie sehr gut zu der Vorstellung eines „dinosaurierhaften Thecodontiers" als Erzeuger von *Chirotherium* (vgl. Haubold 1984) bzw. zur Vorstellung der *Chirotherium*-Erzeuger als Ahnen der Theropoden (Demathieu & Haubold 1978; Haderer 1993) passen, da *Postosuchus* von Chatterje (1985) ebenfalls zu den Ahnen späterer Theropoden gestellt wird. Einbezogen werden in diese Überlegungen können aber nur sehr fortschrittliche Chirotherien wie *Chirotherium sickleri* und *Chirotherium barthii,* welche eine nach vorne gekrümmte Metatarsus-Phalangengelenkpolsterlinie und eine etwa rechtwinklige Kreuzachse haben (vgl. Demathieu & Fichter 1989: 127).

Nicht in den Zusammenhang zu passen scheint hier der krokodilnormale Tarsus von *Postosuchus,* denn von einem Vertreter der Dinosaurier-Aves-Linie wäre eigentlich ein krokodilreverser Tarsus zu erwarten (vgl. Haubold 1989: 9).

Daß aber tatsächlich auch ein Thecodontier mit krokodilnormalem Tarsus Trittsiegel morphologisch ähnlich *Chirotherium sickleri* erzeugen konnte, zeigt ebenfalls

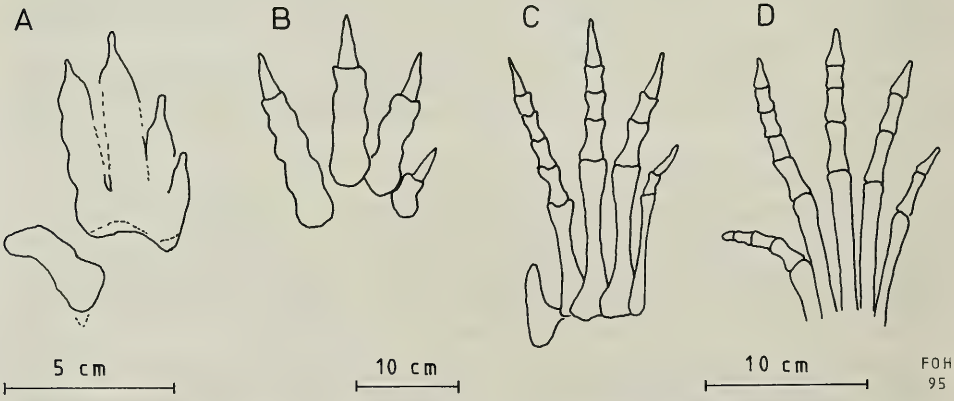


Abb. 10. A: Deutliches Trittsiegel von *Chirotherium sickleri* (nach Peabody 1948, Abb. 23; Untere Moenkopi Formation, Arizona/USA) im Vergleich mit
B: dem rekonstuierten Trittsiegel von *Postosuchus,* wenn alle Zehen I–IV einen Eindruck hinterlassen;
C: dem Fußskelett von *Postosuchus* nach Chatterje (1985);
D: dem rekonstruierten Fußskelett von *Chirotherium barthii* nach Peabody (1948).

Postosuchus. Zwischen *C. sickleri* und dem Fußskelett von *Postosuchus* gibt es folgende Gemeinsamkeiten (Abb. 10):

1. Beide haben eine nahezu rechtwinklige Kreuzachse und eine nach vorne gekrümmte Verbindungslinie der Metatarsus-Phalangengelenke.
2. Beide haben eine kleine Zehe I, welche sich eng an Zehe II anschmiegt.

Der leider nicht gefundene Tarsus des Waldshuter Rauisuchiers würde nach diesen Überlegungen daher der Diskussion um die Bedeutung des Tarsus in der Evolution der Thecodontier sicher neue Informationen liefern.

Als interessanter Aspekt hinzuzufügen ist noch, daß der Waldshuter Rauisuchier und der Erzeuger des Hardheimer *Chirotherium sickleri* ungefähr die gleiche Größe hatten: Die Gesamtlänge des Iliums des Waldshuter Rauisuchiers beträgt etwa 165 mm; die Trittsiegellänge des Hardheimer *C. sickleri* beträgt etwa 151 mm. Ein sehr ähnliches Verhältnis ist bei dem sicher quadrupeden *Ticinosuchus* innerhalb einer Tierart feststellbar. *Ticinosuchus* erzeugte bei einer Gesamtlänge des Iliums von etwa 145 mm Trittsiegel des Hinterfußes mit einer Gesamtlänge von etwa 134 mm (KREBS 1965: 126).

Ähnliches Alter, ähnliche Größe und ähnliche Fortschrittlichkeit lassen vermuten, daß der Erzeuger des Hardheimer *C. sickleri* und der Waldshuter Rauisuchier artgleich sind.

5.3. *Chirotherium sickleri* und *Chirotherium barthii*

Mit einer Zehe I, welche eindeutig dünner ausgebildet ist als die Zehen II, III und IV (vgl. Abb. 10D), weist *C. barthii* ein Merkmal auf, welches bei *C. sickleri* und *Postosuchus* noch stärker ausgeprägt ist (vgl. Abb. 10A bis C). Dieses Merkmal ist bei ursprünglichen Archosauriern meist nicht ausgebildet (vgl. HAUBOLD 1984, Abb. 94) und legt nahe, die Identität von *C. barthii* in der Nähe der Identität von *C. sickleri* zu suchen, worauf schon die ähnliche Fortschrittlichkeit beider Fährtenarten einen Hinweis gibt (vgl. 5.2.). Der Erzeuger von *C. barthii* hatte aber sehr wahrscheinlich keinen so stark aufgerichteten Metatarsus wie *C. sickleri* (PEABODY 1948, vgl. HAUBOLD 1984, Abb. 83) und lief außerdem weit seltener biped.

Der Erzeuger von *Chirotherium sickleri* war daher noch fortschrittlicher als der Erzeuger von *C. barthii* und war einer der am höchsten entwickelten Archosaurier seiner Zeit.

6. Literatur

ANDREAE, A. (1893): Normalprofil des Buntsandsteins bei Heidelberg, nach den Aufnahmen auf Sektion Heidelberg und Neckargemünd. – Mitt. grossherzogl. Bad. geol. Landesanst., **2**: 347–357, Taf. 14; Heidelberg.

BACKHAUS, E. (1974): Limnische und fluviatile Sedimentation im südwestdeutschen Buntsandstein. – Geol. Rdsch., **63**: 925–942, 13 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

– (1975) Der Buntsandstein im Odenwald. – Aufschluß, Sonderbd. **27**: 299–320, 5 Abb.; Heidelberg.

– (1981): Der marin-brackische Einfluß im Oberen Röt Süddeutschlands. – Z. Deutsch. geol. Ges., **132**: 361–382, 5 Abb., 1 Tab.; Hannover.

BRÄUHÄUSER, M. (1910): Über Fährtenplatten im oberen Buntsandstein des württembergischen Schwarzwalds. – N. Jb. Min., Geol. Paläont., **1910**/ 2: 123–130, Taf. 2; Stuttgart.

CHATTERJE, S. (1985): *Postosuchus,* a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. – Phil. Trans. roy. Soc. London, B, **309**: 395–460, 30 Abb., 11 Tab.; London.

COUREL, L. & DEMATHIEU, G. (1976): Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les grès triasique de Largentière (Ardèche, France). – Palaeontogr., A, **151**: 194–216, 8 Abb., 7 Tab., Taf. 20–23; Stuttgart.

DEMATHIEU, G. (1987): Apparent Limbs. – *In*: LEONARDI, G. (Hrsg.): Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology: 59. – Conselho Nacional de Desinvolvimento Cientifico e Tecnologico; Brasilia.

DEMATHIEU, G. & FICHTER, J. (1989): Die Karlshafener Fährten im Naturkundemuseum der Stadt Kassel. – Philippia, **6**: 111–154, 13 Abb., 3 Tab., 4 Taf.; Kassel.

DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. (1972): Stratigraphische Aussagen der Tetrapodenfährten aus der terrestrischen Trias Europas. – Geologie, **21**: 802–836, 8 Abb., 7 Tab.; Berlin.

DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. (1978): Du problème de l'origine des dinosauriens d'après les données de l'ichnologie du trias. – Geobios, **11**: 409–412; Lyon.

DEMATHIEU, G. & LEITZ, F. (1982): Wirbeltier-Fährten aus dem Röt von Kronach (Trias, Nordost-Bayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **22**: 63–89, 7 Abb., 10 Tab., Taf. 5–9; München.

DEMATHIEU, G. & OOSTERINK, H. (1983): Die Wirbeltier-Ichnofauna aus dem Unteren Muschelkalk von Winterswijk. – Staringia, **7**, 52 S., 56 Abb., 13 Tab.; Winterswijk.

DORN, P. (1932): Der oberfränkisch-oberpfälzische Buntsandstein. – Z. Deutsch. geol. Ges., **83**: 13–38, 5 Abb.; Berlin.

FALKENSTEIN, F. (1994): Ein sensationeller Saurierfund. – Heimat am Hochrhein (Jb. Landkrs. Waldshut), **19**: 104–109, 3 Abb.; Konstanz.

FICHTER, J. (1982): Aktuopaläontologische Untersuchungen an den Fährten einheimischer Urodelen und Lacertilier. Teil I: Die Morphologie der Fährten in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit. – Mainzer naturwiss. Archiv, **20**: 91–129, 26 Abb.; Mainz.

GEHENN, R. (1962): Feinstratigraphische Untersuchungen im Oberen Buntsandstein der Kraichgau-Umrandung. – Diss. Univ. Heidelberg, 98 + 123 S., 27 Abb.; Heidelberg. – [Mskr.]

GEYER, O. F. & GWINNER, M. P. (1991): Geologie von Baden-Württemberg. 4. Aufl. 482 S., 255 Abb., 26 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).

GRUMPT, E. (1974): Sedimentgefüge im Buntsandstein Südwest- und Südthüringens (Ein Beitrag zur Untersuchung von Rotsedimenten). – Schriftenr. geol. Wiss., **1**, 204 S., 80 Abb., 18 Tab., 15 Taf.; Berlin.

GUDDEN, H. (1955): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000 Blatt Nr. 5834 Kulmbach. 154 S., 27 Abb., 1 Taf.; München (Bayer. geol. Landesamt).

HADERER, F.-O. (1991): Erstnachweis eines chirotheriiden Fährtenrestes aus dem Unteren Stubensandstein (Obere Trias, Nor) des Strombergs (Nordwürttemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **174**, 12 S., 5 Abb.; Stuttgart.

– (1993): Ist *Turfanosuchus* ein möglicher Erzeuger chirotheriider Fährten? – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **148**: 25–31, 3 Abb.; Stuttgart.

HAUBOLD, H. (1967): Eine Pseudosuchier-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens. – Hall. Jb. Mitteldeutsch. Erdgesch., **8**: 12–48, 18 Abb., 10 Tab., Taf. 3–9; Leipzig.

– (1971): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. – Paläont. Abh., A, **4**: 397–548, 34 Abb., 22 Tab., 35 Taf.; Berlin.

– (1984): Saurierfährten. – Neue Brehm-Bücherei, **479**, 231 S., 135 Abb., 19 Tab.; Wittenberg. [2. Auflage]

– (1989): Die Dinosaurier. – Neue Brehm-Bücherei, **432**, 248 S., 118 Abb., 11 Tab.; Wittenberg. [3. Auflage]

HAUBOLD, H. & PUFF, P. (1976): Zur Genese der Solling-Folge (Untere Trias, Buntsandstein) in Thüringen. – Schriftenr. geol. Wiss., **6**: 63–80, 6 Abb., 1 Tab.; Berlin.

KAUP, J. (1835): Mitteilung über Thierfährten von Hildburghausen. – N. Jb. Geogn., Geol. Petrefactenk., **1835**: 327–328; Stuttgart.

KIRCHNER, H. (1928): Über die Tierfährten im oberen Buntsandstein Frankens. – Paläont. Z., **9**: 112–122, 10 Abb.; Berlin.

– (1941): Versteinerte Reptil-Fährten als Grundlage für den Drachenkampf in einem Heldenlied. – Z. Deutsch. geol. Ges., **93**: 309–314, 1 Abb.; Berlin.

KOZUR, H. (1975): Probleme der Triasgliederung und Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias. Teil II: Anschluß der germanischen Trias an die internationale Triasgliederung. – Freiberger Forschungsh., C **304**: 51–77, 1 Tab.; Leipzig.

– (1993): Annotated correlation tables of the Germanic Buntsandstein and Keuper. – Bull. New Mexico Mus. nat. Hist. Sci., **3**: 243–248, 5 Tab.; Albuquerque.

KREBS, B. (1965): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox* n. gen. n. sp. – Schweiz. paläont. Abh., **81**, 140 S., 68 Abb., 9 Tab., 3 Taf.; Basel.

– (1976): Pseudosuchia. – Handb. Paläoherpetol., **13**: 40–98, 36 Abb.; Stuttgart & New York (Fischer).

MADER, D. (1981): Fluviatile Sedimentation im Oberen Buntsandstein der Westeifel. – Z. Deutsch. geol. Ges., **132**: 383–420, 7 Abb., 2 Taf.; Hannover.

MAHLER, H. & SELL, J. (1993): Die „*vulgaris/costata*-Bank" (Oberer Buntsandstein, Mitteltrias) – ein lithostratigraphisch verwertbarer Leithorizont mit chronostratigraphischer Bedeutung. – *In*: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk, Schöntaler Symposium 1991: 187–192, 3 Abb.; Stuttgart & Korb (Goldschneck).

MAIDWELL, F. T. (1911): Notes on footprints from the Keuper of Runcorn Hill. – Proc. Liverpool geol. Soc., **11**: 140–152, Taf. 4–6; Liverpool.

ORTLAM, D. (1967): Fossile Böden als Leithorizonte für die Gliederung des Höheren Buntsandsteins im nördlichen Schwarzwald und südlichen Odenwald. – Geol. Jb., **84**: 485–590, 28 Abb., 4 Tab., 5 Taf.; Hannover.

– (1968): Neue Ergebnisse aus dem höheren Buntsandstein des nördlichen Schwarzwaldes und des Kraichgaues. – Geol. Jb., **86**: 693–750, 6 Abb., Taf. 57; Hannover.

– (1970): Die Randfazies des germanischen Buntsandsteins im südlichen Schwarzwald. – Geol. Jb., **89**: 135–168, 3 Abb., 3 Taf.; Hannover.

PEABODY, F. E. (1948): Reptile and amphibian trackways from the Lower Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah. – Univ. Calif. Publ., Bull. Dep. geol. Sci., **27**: 295–468, 40 Abb., Taf. 23–45; Berkeley.

PLATZ, P. (1869): Die Triasbildungen des Tauberthals. – Verh. naturwiss. Ver. Karlsruhe, **3**: 59–100, 3 Taf.; Karlsruhe.

RICHTER-BERNBURG, G. (1974): Stratigraphische Synopsis des deutschen Buntsandsteins. – Geol. Jb., **A25**: 127–132, 1 Abb., 1 Taf.; Hannover.

RÜGER, L. (1929): Über Fährtenfunde aus dem oberen Buntsandstein von Neckarburken bei Mosbach (Baden). – Badische geol. Abh., **1**: 83–96, 3 Abb., 1 Taf.; Karlsruhe.

SCHNEIDER, H.-E. (1967): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen im Oberen Buntsandstein südlich des Thüringer Waldes. – Freiberger Forschungsh., **C217**, 138 S., 36 Abb.; Leipzig.

SCHREIBER, S. (1956): Faziesverhältnisse des Buntsandsteins und Keupers bei Kronach. – Erlanger geol. Abh., **22**, 72 S., 10 Abb., 2 Taf.; Erlangen.

SCHUSTER, M. (1933): Die Gliederung des Unterfränkischen Buntsandsteins. II. Der Obere Buntsandstein oder das Röt. a. Die Grenzschichten zwischen Mittlerem und Oberem Buntsandstein. – Abh. geol. Landesunters. Bayer. Oberbergamt, **9**, 58 S., 9 Abb., 2 Taf.; München.

– (1934): Die Gliederung des Unterfränkischen Buntsandsteins. II. Der Obere Buntsandstein oder das Röt. b. Das Untere Röt oder die Stufe des Plattensandsteins. – Abh. geol. Landesunters. Bayer. Oberbergamt, **15**, 64 S., 10 Abb., 4 Taf.; München.

– (1936) Die Gliederung des Unterfränkischen Buntsandsteins. II. Der Obere Buntsandstein oder das Röt. c. Das Obere Röt oder die Stufe der Röt-Tone (2. Die Oberen Röttone mit den Myophorien-Schichten). – Abh. geol. Landesunters. Bayer. Oberbergamt, **23**, 53 S., 6 Abb., 2 Taf.; München.

SOERGEL, W. (1925): Die Fährten der Chirotheria. Eine paläobiologische Studie. 92 S., 62 Abb.; Jena (Fischer).

SPITZ, W. (1905): Über Fährten und Reste von Wirbeltieren im Buntsandstein des nördlichen Baden. – Z. Deutsch. geol. Ges., **57** (Mber.): 392–394; Berlin.

STEINLEIN, H. (1953): Der Buntsandstein am Westrand der Böhmischen Masse. – Erlanger geol. Abh., **8**: 94 S., 3 Taf.; Erlangen.

WALTHER, J. (1918): Über *Chirotherium*. – Z. Deutsch. geol. Ges., **69** (Mber.): 181–184; Berlin.

Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Ing. F.-O. Haderer, Höhenweg 8, D-73773 Aichwald.
Dr. G. R. Demathieu, Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon,
6, Boulevard Gabriel, F-21000 Dijon.
Dr. R. Böttcher, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,
Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

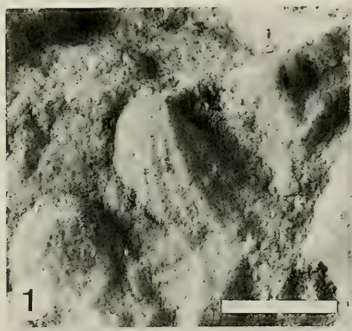
Costatoria costata (Zenker)
M = 1 cm

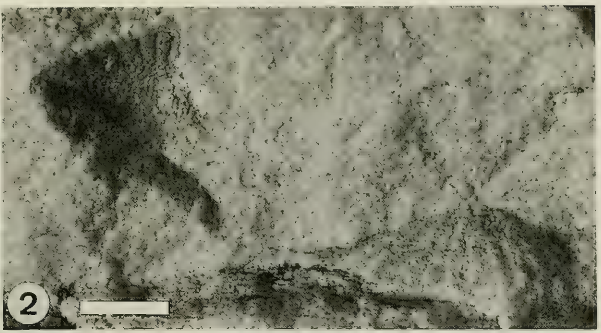
Fig. 1. Prägesteinkern auf der Sohlfläche der Bank; Nr. 80134a.
Fig. 2. 2 Prägesteinkerne innerhalb der Bank; Nr. 80136a + b.

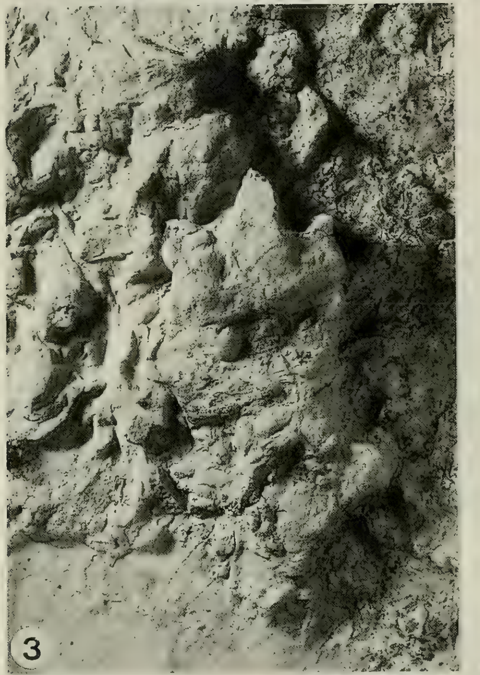
Chirotherium sickleri Kaup
M = 5 cm

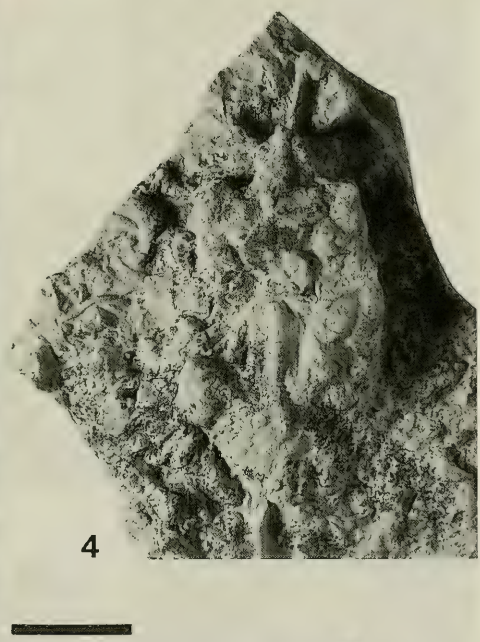
Fig. 3. Linkes Trittsiegel, am oberen Bildrand schwach zu erkennendes Trittsiegel der Hand (s. Abb. 7B); II/12; Nr. 80125.
Fig. 4. Rechtes Trittsiegel (s. Abb. 7A); V/1; Nr. 80126.
Fig. 5. Linkes Trittsiegel; II/8; Nr. 80134.
Fig. 6. Linkes Trittsiegel; V/2; Nr. 80136.

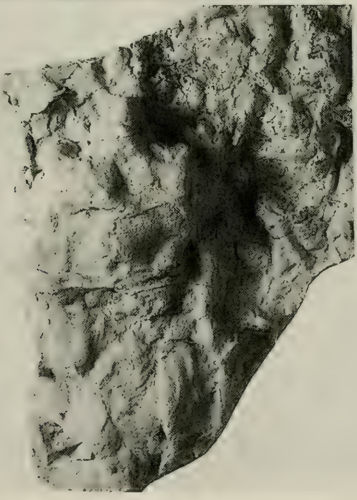
Alle Originale zu den Tafeln 1–3 sind verwahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS).

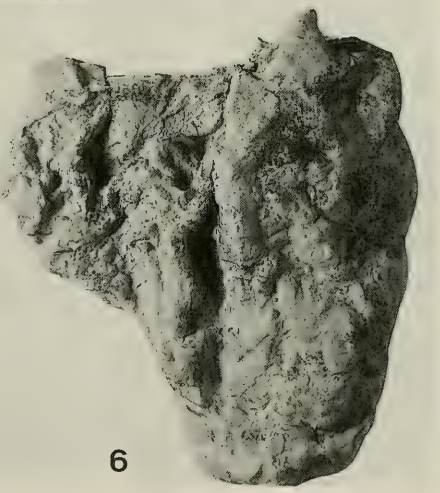

1


2


3


4


5


6

Tafel 2

Chirotherium barthii Kaup
M = 5 cm

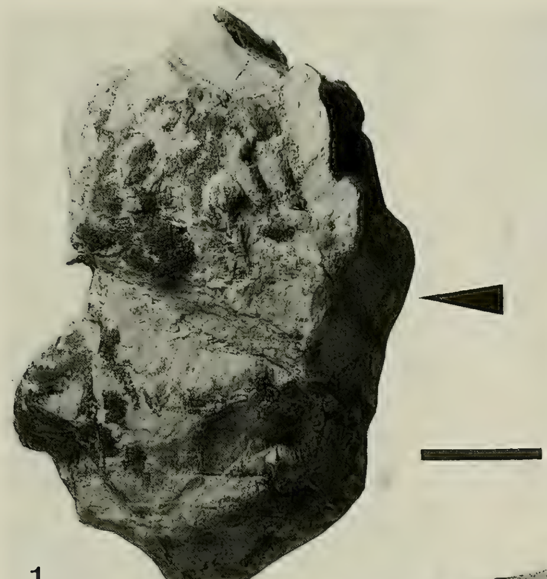
Fig. 1. Rechtes Trittsiegel; VIII/3; Nr. 80131.
Fig. 2. Wie Fig. 1, Ansicht von der rechten Seite (s. Pfeil in Fig. 1).

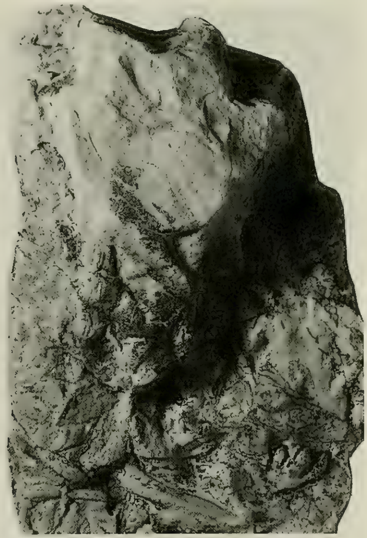
Chirotheriidae incertae sedis
M = 5 cm

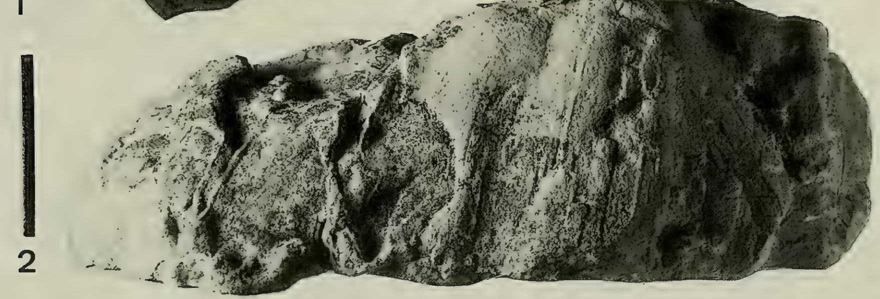
Fig. 3. Trittsiegel; Ib/2; Nr. 80133.
Fig. 4. ? rechtes Trittsiegel; III/2; Nr. 80132.

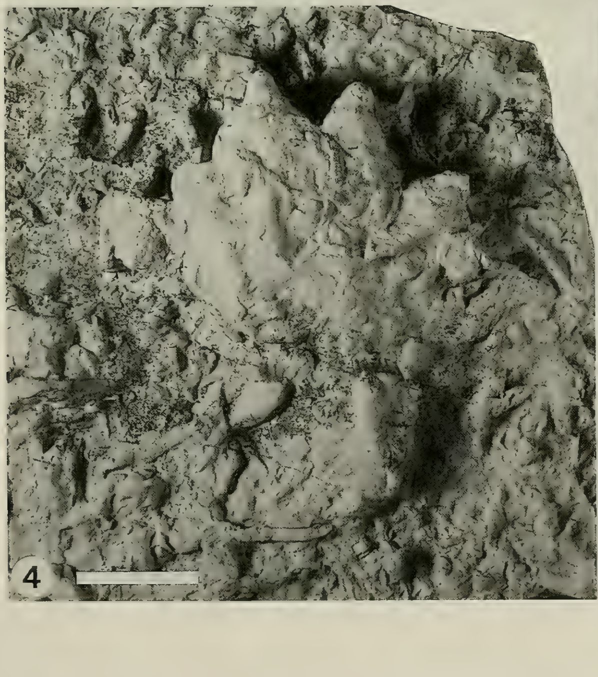
Rhynchosauroides sp. Maidwell
M = 1 cm

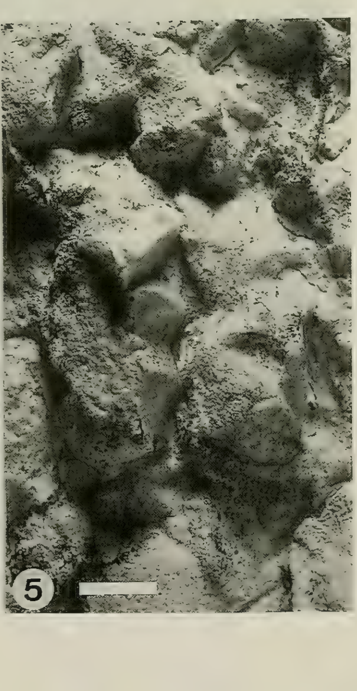
Fig. 5. Trittsiegel; Nr. 80138.


1


3


2

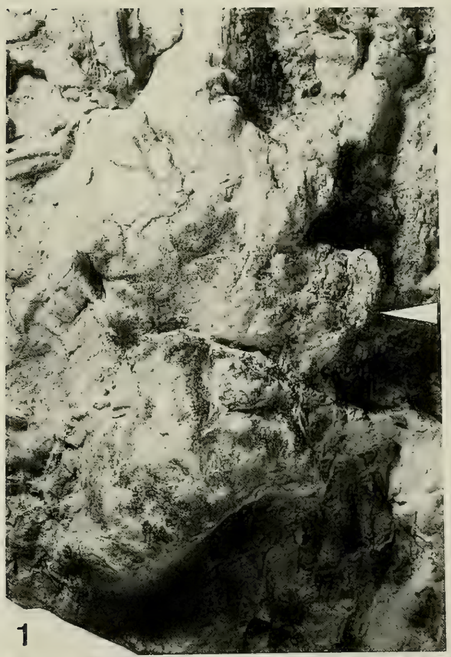

4

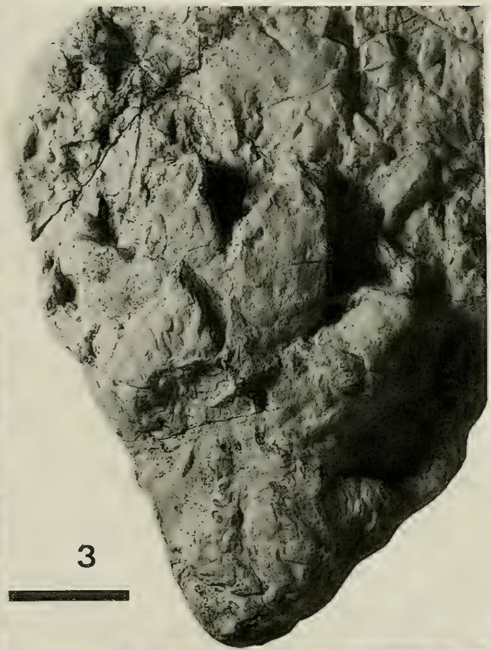

5

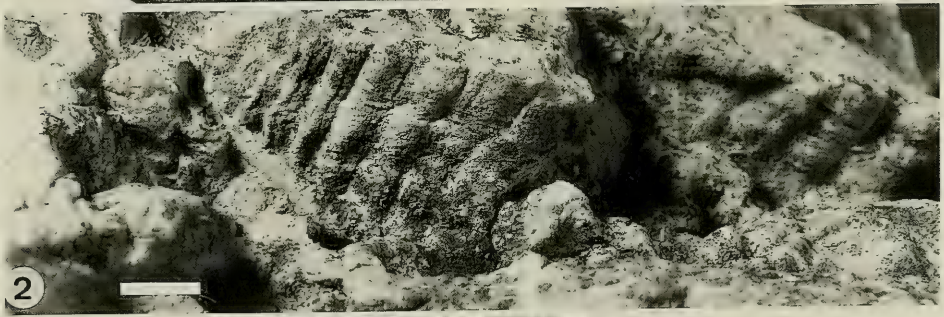
Tafel 3

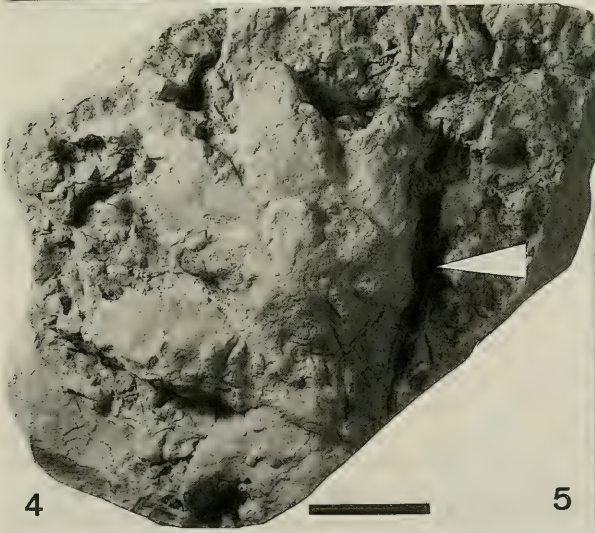
Isochirotherium felenci COURELL & DEMATHIEU
M = 5 cm
Detailaufnahmen: M = 1 cm

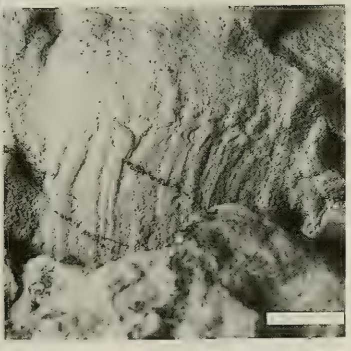
Fig. 1. Linkes Trittsiegel (Abb. 8B); IV/4; Nr. 80127.
Fig. 2. Wie Fig. 1, Detailaufnahme von der rechten Seite (s. Pfeil in Fig. 1).
Fig. 3. Linkes Trittsiegel; VI/−1, am oberen Bildrand schwach zu erkennendes Trittsiegel der Hand (vgl. Abb. 8C); Nr. 80128.
Fig. 4. Rechtes Trittsiegel (Abb. 8D); VI/2; Nr. 80129.
Fig. 5. Wie Fig. 4, Detailaufnahme von der rechten Seite (s. Pfeil in Fig. 4).


1


3


2


4


5

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QE
1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 231	12 pp., 5 figs.	Stuttgart, 20. 9. 1995

Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart

3. First chimaeroid from the Lias of Baden-Württemberg (Early Toarcian of Ohmden)

By Christopher J. Duffin, Sutton/England

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

With 5 figures

Abstract

The left upper ("palatine") toothplate of a new chimaeroid from the *exaratum* Subzone of the Posidonienschiefer (Early Toarcian, Early Jurassic) is described as *Bathytheristes gracilis* n. g. n. sp. The toothplate shows *Callorhynchus*-type tooth conformation, the primitive condition for chimaeroids, with well defined descending laminae. There is a single symphyseal laminated tritor on the occlusal surface of the plate. *Bathytheristes* is the first member of the Chimaeroidei to be described from the Toarcian, and the first chimaeroid recorded from the Posidonienschiefer.

Zusammenfassung

Aus der *exaratum*-Subzone des Posidonienschiefers (Untertoarcium, Unterjura) wird eine linke obere („palatine") Zahnplatte einer Chimäre als *Bathytheristes gracilis* n. g. n. sp. beschrieben. Die Zahnplatte zeigt eine *Callorhynchus*-artige Ausbildung mit deutlichen, abwärts gerichteten Laminae, die ursprüngliche Ausbildung der Chimären-Zahnplatten. Auf der okklusalen Oberfläche der Platte ist nur eine einzige laminierte Reibefläche nahe der Symphyse ausgebildet. *Bathytheristes* ist der erste Nachweis der Chimaeroidei aus dem Toarcium.

Résumé

La plaque dentaire supérieur gauche („palatine") d'une nouvelle chiméroïde, *Bathytheristes gracilis* n. g. n. sp. provenant de la sous-zone à *exaratum* du Posidonienschiefer (Toarcien inférieur, Jurassique inférieur) est décrite. La plaque dentaire montre une structure du type *Callorhynchus*, représentant le stade primitif chez les chiméroïdes, avec des lames descendantes bien definies. La face occlusale de la plaque dentaire ne présente qu'une seule zone triturante lamellaire, en position symphysaire. *Bathytheristes* est le premier représentant toarcien des Chimaeroidei à être décrit, et la première chiméroïde signalée du Posidonienschiefer.

Introduction

The holocephalans are a group of chondrichthyan fishes ranging from the Devonian to Recent (Cappetta, Duffin & Zidek, 1993). Mesozoic rocks have yielded occasional remains belonging to 3 holocephalan orders; Squalorajoids (Hettangian to Sinemurian), Myriacanthoids (Rhaetian to Tithonian) and Chimaeroids (Pliensbachian to Recent). The oldest chimaeroid known to date is *Eomanodon simmsi* Ward & Duffin, 1989 from the Pliensbachian of Britain.

The comparatively poorly calcified endoskeleton of fossil holocephalans is seldom preserved. The bulk of our knowledge comes from isolated toothplates and dorsal finspines. The toothplates, unlike the dentitions of sharks, skates and rays, grow continuously throughout life, and are not shed. Both toothplates and dorsal finspines therefore represent the death of an individual.

Extant chimaeroids possess a total of 6 elements in the dentition; paired upper anterior ("vomerine"), upper posterior ("palatine") and lower ("mandibular") toothplates. Each toothplate grows from the lingual to the labial surface of the jaw (lyodont growth pattern of Bendix-Almgreen, 1983), as has recently been demonstrated by Patterson, (1992). The toothplate grows in a logarithmic spiral and is applied to the jaw by means of a basally directed descending lamina (Patterson, 1992; Ward & Grande, 1991, fig. 4).

Patterson (1992) has recently reviewed the interpretation and terminology of chimaeroid toothplates. His recommendations are followed here, and a key of the relevant descriptive terminology of toothplate morphology is given in Figure 3.

This paper is part of a series examining holocephalan material held in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Duffin, 1983a; 1983b).

2. Geological Background

The bituminous facies of the Early Toarcian extends from the Midlands trough in Britain through the North Sea Basin to the Hannover region of northern Germany, and then via a strait between the Rhenish and Bohemian Massifs to southern Germany. The south German and French basins are bounded by the Rhenish Massif, Massif Centrale and Massif des Maures to the south and west, with the Vindelician High in the east. The sequence varies from around 75 m thickness in the Whitby area to around 15 m in southern Germany (Riegraf, Werner & Lörcher, 1984). The succession is zoned by ammonites and commonly yields well preserved vertebrate and invertebrate fossils (e. g. Hauff & Hauff, 1982; Westphal, 1962; Riegraf, Werner & Lörcher, 1984; Thies, 1991).

The south west German outcrop extends from around Waldshut in the south west to Aalen in the north east. Quarries working the succession for building stone, ornamental stone and oil shale in the area of Holzmaden, Weilheim and Ohmden (Fig. 1) have long been famous for fossil lagerstätten (e. g. Westphal 1980).

Ohmden itself is the type locality for the saurischian dinosaur *Ohmdenosaurus liasicus* Wild (1978), as well as the sturiomorph fish *Ohmdenia multidentata* Hauff (1953). A summary of the succession at Gonser Quarry (Riegraf, Werner & Lörcher, 1984: 70) is given in Fig. 2 for ease of reference. The ε II6 comprises the "Mittlerer Schiefer" of Pannkoke (1965). The lowermost bed in this formation is the

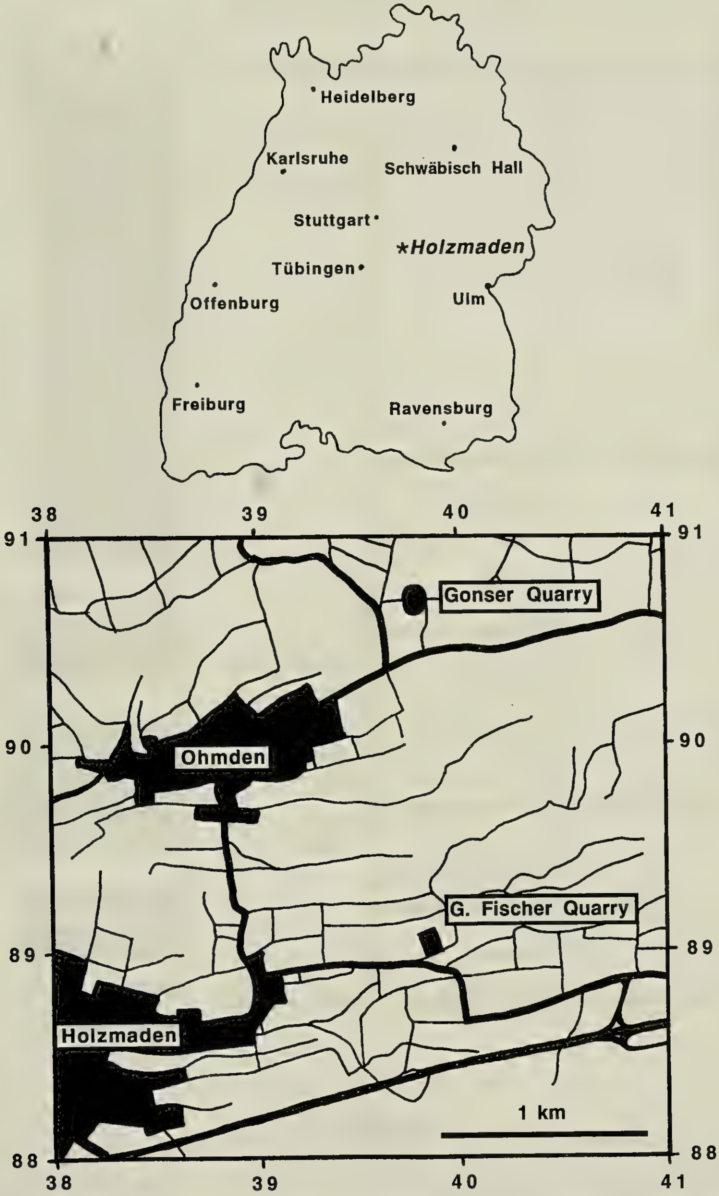

Heidelberg
Karlsruhe
Schwäbisch Hall
Stuttgart
★Holzmaden
Tübingen
Offenburg
Ulm
Freiburg
Ravensburg
38
39
40
41
91
90
89
88
Gonser Quarry
Ohmden
G. Fischer Quarry
Holzmaden
1 km

Fig. 1. Sketch maps to show the location of Gonser Quarry, Baden-Württemberg.

"Schieferklotz" (upper part of the *exaratum* subzone), comprising a bituminous clay shale.

Holocephalan remains recorded to date from the Posidonienschiefer all belong to the Myriacanthoidei. *Acanthorhina jaekeli* FRAAS, 1910 is represented by a single

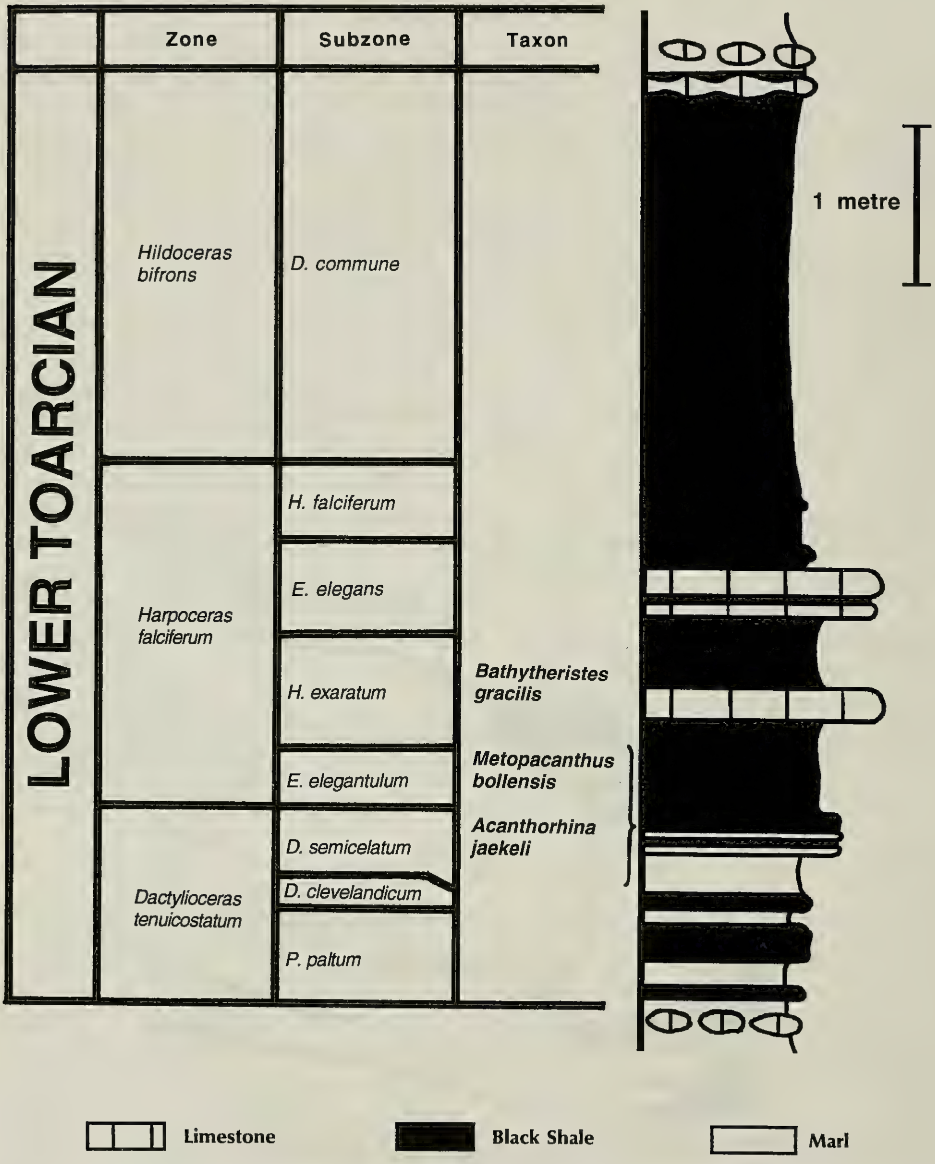

Zone
Subzone
Taxon
LOWER TOARCIAN
Hildoceras bifrons
D. commune
Harpoceras falciferum
H. falciferum
E. elegans
H. exaratum
E. elegantulum
Dactylioceras tenuicostatum
D. semicelatum
D. clevelandicum
P. paltum
Bathytheristes gracilis
Metopacanthus bollensis
Acanthorhina jaekeli
1 metre
Limestone
Black Shale
Marl

Fig. 2. Stratigraphic log of the Gonser Quarry section at Ohmden (information from Riegraf, Werner & Lörcher, 1984) showing the relative stratigraphic position of most Posidonienschiefer holocephalan discoveries to date.

incomplete, articulated anterior skeleton (Duffin, 1983 a); *Metopacanthus bollensis* (Fraas 1910) is known of the basis of a single dorsal fin spine (Duffin, 1983 a), and *Metopacanthus* sp. (Reif, 1974) has been reported from an isolated neurocranium. The general stratigraphical distribution of these taxa in relation to the new material described here is shown in Figure 2.

3. Systematic Palaeontology

Class Chondrichthyes Huxley, 1880
Subclass Holocephali Bonaparte, 1832
Order Chimaeriformes Patterson, 1965
Suborder Chimaeroidei Patterson, 1965
Family Callorhynchidae Garman, 1901

Genus *Bathytheristes* n. g.

Derivation of name: from the Greek bathys (βαθύς) = deep; theristes (θεριστής) = reaper; "reaper of the depth".

Diagnosis. – Genus known from the upper toothplate ("palatine") only. The mesial angle is acute. The single laminated symphyseal tritor is situated well forward, close to the mesial angle, forming 42% of the toothplate width at this point. The distal wing is expanded. The labial and symphyseal descending lamina have an angular junction. The profile of the labial border is low.

Bathytheristes gracilis n. sp.

Figs. 3, 4

Derivation of name: from the Latin *gracilis*, referring to the slender nature of the toothplate.

Holotype: SMNS 59754, a complete, isolated left upper ("palatine") toothplate, freed from matrix (Figs. 3, 4).

Type locality: Gonser Quarry, Ohmden, Baden-Württemberg, southern Germany. Topographic map 1:25000 no. 7323 Weilheim a. d. Teck; grid reference 3539800/5390700; Fig. 1.

Type horizon: Schieferklotz, Schwarzjura εII6 (Hauff, 1921), Posidonienschiefer (Fig. 2); *exaratum* Subzone, *falciferum* Zone, Early Toarcian, late Early Jurassic.

Finder: M. Wolf; collected in 1991.

Description

The specimen is an isolated left upper ("palatine") toothplate which has been completely freed from the matrix (Fig. 4). This identification is based on the presence of a mesial groove which accommodated the preceding anterior upper ("vomerine") toothplate in life, and the fact that the angle between the labial and symphyseal descending laminae is well separated from the symphyseal margin.

The toothplate measures 34 mm from the mesial angle to the distal angle. The symphyseal margin (22 mm in length) is slightly arcuate such that the two adjacent mesial angles of the paired toothplates would have diverged from each other in life. The mesial angle itself is acuminate and rounded. The labial margin is gently sinuous. The lingual margin (22 mm in length) is the open growth surface.

The biting surface to the toothplate is clearly indicated by the presence of a wear surface anteriorly. The wear surface accounts for just less than half of the total surface area. The remaining unworn surface is covered by a shiny, lamellar, compact tissue with clearly defined growth lines. By contrast, the worn surface is dull in appearance. A low labial ridge runs adjacent to the labial margin on the unworn surface.

In mesial view, the symphyseal margin of the occlusal surface is gently convex, reflecting spiral growth lingually. In labial view the margin of the worn part of the occlusal surface is convex.

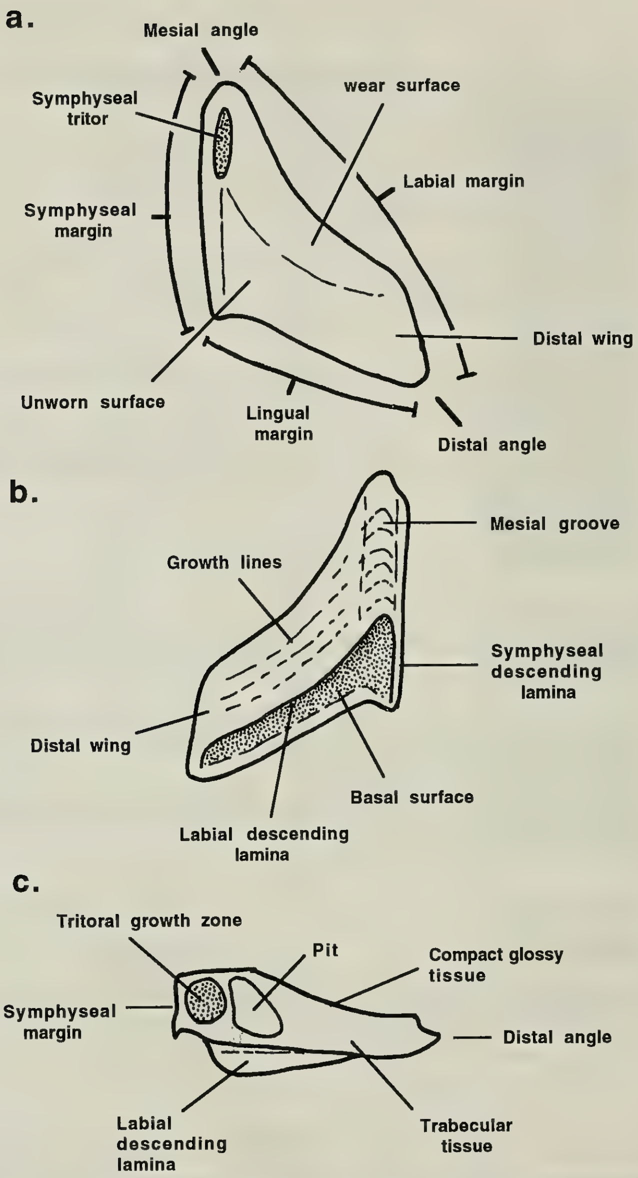

a.
Mesial angle
Symphyseal tritor
wear surface
Labial margin
Symphyseal margin
Distal wing
Unworn surface
Lingual margin
Distal angle
b.
Mesial groove
Growth lines
Symphyseal descending lamina
Distal wing
Basal surface
Labial descending lamina
c.
Tritoral growth zone
Pit
Compact glossy tissue
Symphyseal margin
Distal angle
Labial descending lamina
Trabecular tissue

Fig. 3. Diagram to show the descriptive terminology used for upper posterior toothplates in this paper. a, occlusal view; b, basal view; c, lingual view.

A small (7 mm long, 3 mm wide) symphyseal tritor is situated close to the mesial angle on the symphyseal margin of the occlusal surface. The tritor comprises a pad of hypermineralised laminated pleromic hard tissue. It is slightly less than half width of the occlusal surface at this point, where the toothplate tapers toward the mesial angle. No other tritors are visible on the specimen.

The wear surface is covered by scratches produced during functional life of the tooth. The scratches are moderately short and tend to have trajectories either from

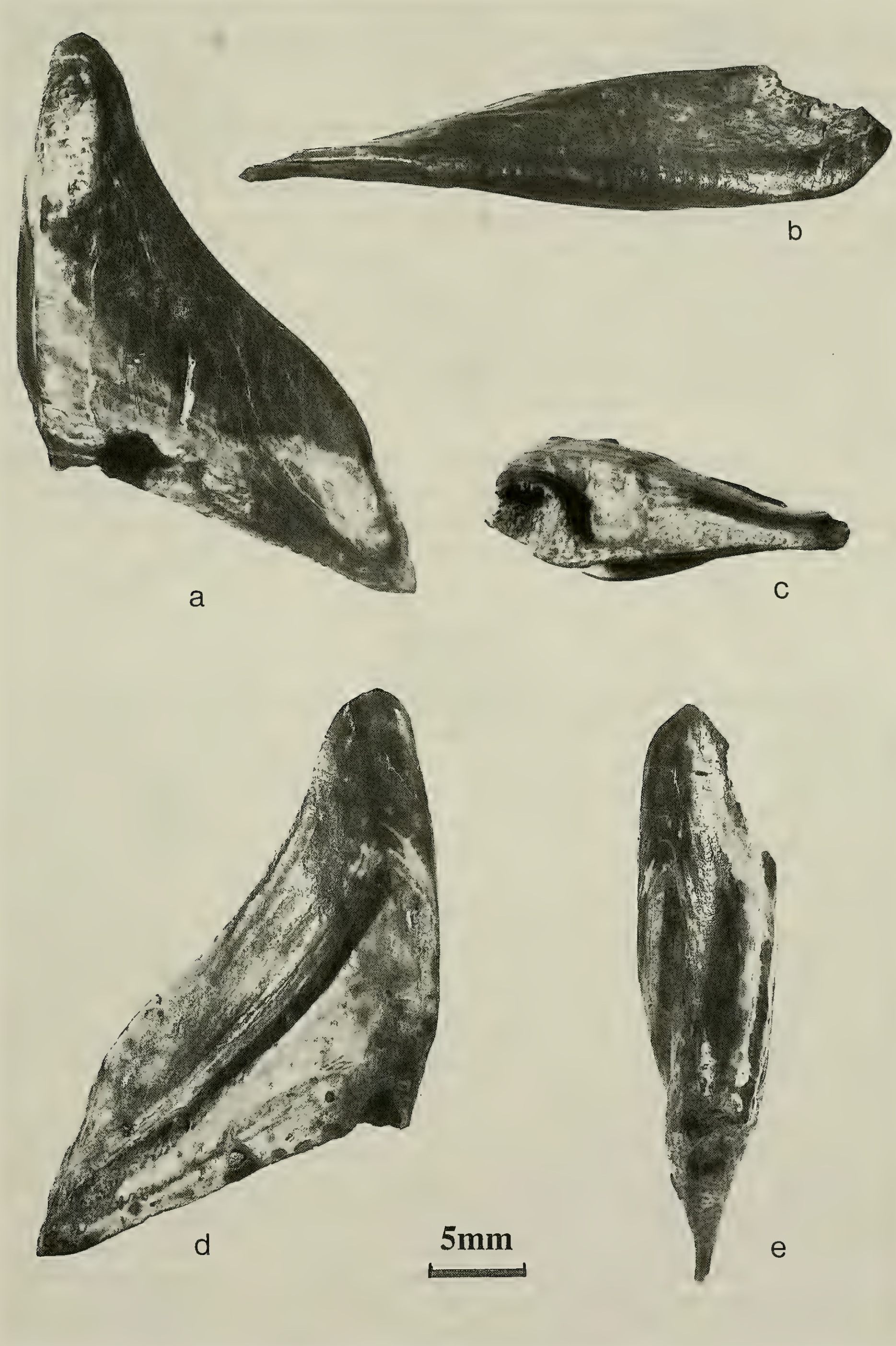


Fig. 4. *Bathytheristes gracilis* n. g. n. sp., holotype, SMNS 59754, Schieferklotz (εll6), Posidonienschiefer (Toarcian) of Ohmden (Baden-Württemberg). a, occlusal view; b, labial view; c, lingual view; d, basal view; e, symphyseal view.

the mesial angle or subparallel to the symphyseal margin. A few are oriented parallel to the junction between the worn and unworn sections of the occlusal surface. Slightly differential wear labially has picked out the position of the labial descending lamina at the labial margin.

In mesial view, the angle between the worn and unworn parts of the occlusal surface is approximately 30°.

In basal view, the basal surface, which was in direct apposition to the upper jaw cartilage in life, can be clearly distinguished from the descending laminae. Occasional entrant foraminae for blood vessels are visible, punctuating the basal surface close to the labial descending lamina.

The labial descending lamina is strong and deep. Its contact with the symphyseal descending lamina forms a smooth but fairly acuminate curve. The posterior parts of both laminae shallow rapidly toward the open growth surface. Growth lines in the smooth surfaces of the laminae can be clearly distinguished, oriented parallel to their free margins.

The open growth surface (lingual surface) of the toothplate exposes the subcircular zone of hypermineralised pleromic hard tissue which feeds the laminated median tritor anteriorly. Adjacent to this zone is a deep notch in the lingual surface. The open growth surface tapers markedly as the toothplate thins distally.

4. Discussion

The toothplate conforms the *Callorhynchus* type as defined by PATTERSON (1992: 42), in which an extensive descending lamina separates the basal surface from the labial and symphyseal surfaces. This characteristic is also known in the fossil genera *Brachymylus* (Callovian of Britain; Late Jurassic of Russia – AVERIANOV 1992), *Pachymylus* (Callovian of Britain) and *Ischyodus* (Bajocian to Eocene of Europe and North America, Miocene to Pliocene of Australia). This condition contrasts strongly with that exemplified by Recent *Chimaera*, and demonstrated in fossil species of *Edaphodon* (Aptian to Late Miocene/Early Pliocene of Europe, North America, Africa and Australia), *Elasmodectes* (Kimmeridgian to Turonian of Britain) and *Elasmodus* (Maastrichtian to Pliocene of Europe). Here, there is no obvious distinction between the labial and basal surfaces of the toothplate (PATTERSON 1992: 42). By outgroup comparison with the squalorajoids and myriacanthoids, PATTERSON (1992) established that the *Callorhynchus* toothplate type is primitive for chimaeroids. It is coincidentally distributed amongst the most ancient genera of the lineage.

The specimen from the Posidonienschiefer described above is unlike the palatine toothplates of all other chimaeroid genera of *Callorhynchus* type in that it has only one tritor in a symphyseal position. Toothplates of *Ischyodus* spp., by contrast, generally have four large tritors on the occlusal surface of their generally more massive toothplates (Fig. 5 b) – the symphyseal median, anterior outer and posterior outer tritors (NEWTON, 1878). Also, the labial descending lamina and basal surface are separated from each other by a narrow crevice, with the jaw cartilage occupying a deep pocket mesially in *Ischyodus* (PATTERSON, 1992, fig. 6 G). No such pocket is present in SMNS 59754.

Posterior upper toothplates of *Brachymylus*, on the other hand, bear two tritors (Fig. 5 d); a large median tritor is flanked by a slightly more anteriorly situated inner

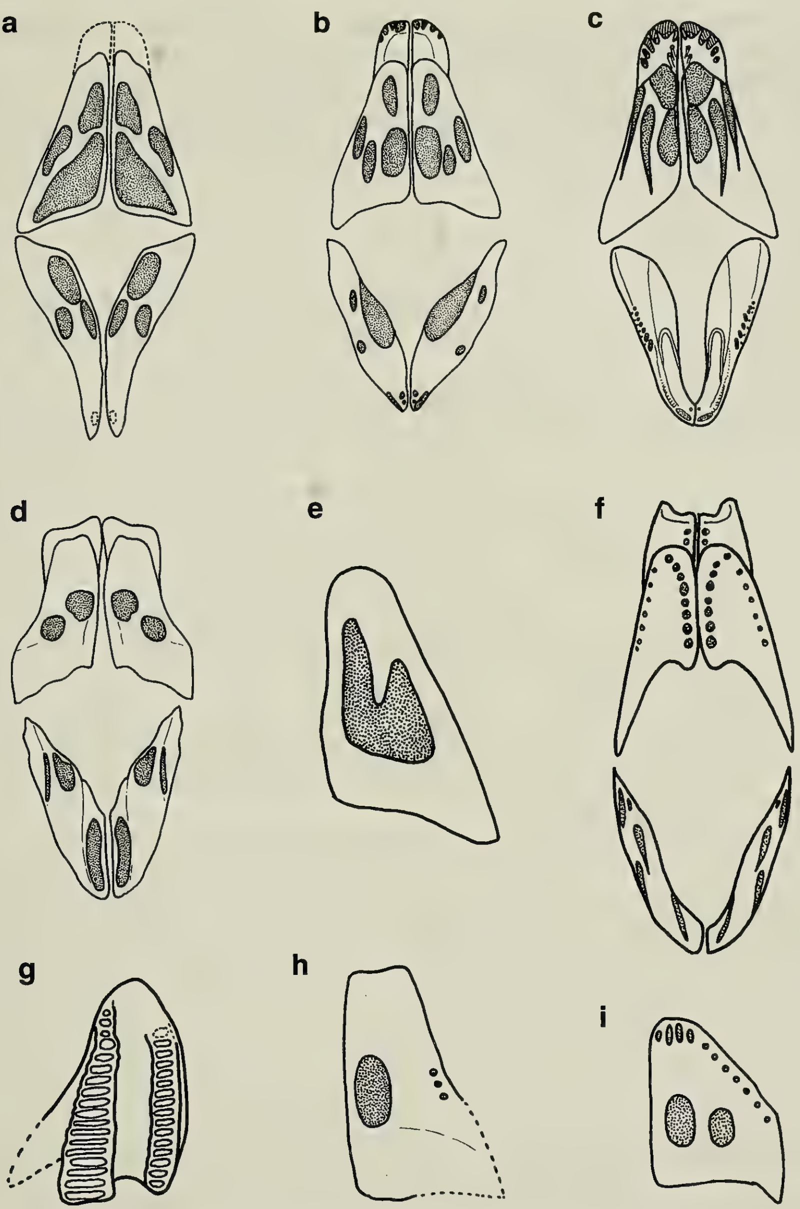


Fig. 5. Reconstructed dentitions and isolated upper toothplates in a range of chimaeroid genera. Not to scale. a, *Edaphodon ubaghsi* Storms in Leriche, 1927 (Maastrichtian, Maastricht); b, *Ischyodus egertoni* Buckland, 1835 (Callovian and Kimmeridgian of England) after Dean, 1906; c, *Elasmodus hunteri* Egerton, 1843 (Eocene, England) after Dean, 1906; d, *Brachymylus altidens* Woodward, 1892 (Callovian, Britain); e, left upper posterior toothplate of the extant *Callorhynchus* sp. after Woodward, 1891; f, *Ganodus rugulosus* Egerton,1843 (Bathonian, England) after Dean, 1906; g, right upper posterior toothplate of *Eomanodon simmsi* Ward & Duffin, 1989 (Pliensbachian, England); h, left upper posterior toothplate of *Pachymylus leedsi* Woodward, 1892 (Callovian, England); i, left upper posterior toothplate of extant *Chimaera* sp. after Woodward, 1891.

tritor (Ward & MacNamara, 1977). The basal face of *Brachymylus* toothplates has a similar conformation to that of the Toarcian specimen.

Pachymylus leedsi is discribed in the literature as having a single tritor as in the German specimen (Woodward, 1892). Woodward (1892: 13) mentioned that the posterior outer tritor is "represented by a few small patches". The syntypes of *P. leedsi* (BM(NH) P. 6888) clearly possess a single row of at least three beaded tritors (vascular pleromin of Ørvig, 1985) along the central region of the labial border (Figure 4 h). There is no trace of beaded tritors along the labial margin in *Bathytheristes.*

Callorhynchus itself has a single large tritor in a median position, bifurcating mesially (Fig. 5 e), in contrast to the more symphyseally placed, elongate tritor in *Bathytheristes.*

The Toarcian specimen also differs significantly from all other non *Callorhynchus* type chimaeroid genera. For example, *Edaphodon* possesses three large tritors on the palatine toothplates (Fig. 5 a), while *Elasmodus* characteristically has four tritors, most of which are very elongate (Fig. 5 c). *Darbasodus* (Averianov, 1991, fig. 1) has a median tritor flanked by two inner and four outer tritors. *Amylodon* Storms, 1894 lacks a median tritor but has a band-like posterior inner tritor and numerous small anterior tritors.

Palatine toothplates of *Eomanodon* and *Ganodus* have a characteristic outline in occlusal view; a strong distal wing is separated from the remainder of the toothplate by a deep embayment lingually. *Eomanodon* has a long laminated symphyseal tritor preceded mesially by beaded archipelagic tritors, and a long laminated outer tritor (Fig. 5 g). *Ganodus*, on the other hand, has a moderately elongate laminated symphyseal tritor with archipelagic beaded tritors arranged around the mesial angle and labial borders of the toothplate (Fig. 5 f).

The genera *Ptyktoptychion* Lees, 1986, *Elasmodectes* Newton, 1878, *Paredaphodon* Casier, 1966 and *Leptomylus* Cope, 1869 (see also Hussakof, 1912) are known only on the basis of mandibular toothplates, and therefore cannot be meaningfully compared with *Bathytheristes.*

It is clear from these comparisons that the upper toothplate of *Bathytheristes* is unique amongst fossil holocephalans.

5. Conclusions

A single upper toothplate from the Schieferklotz (εII6 – upper *exaratum* Subzone) is described as *Bathytheristes gracilis* n. g. n. sp. This record increases the known diversity of Posidonienschiefer holocephali and is the first chimaeroid described from rocks of Toarcian age.

6. Acknowledgments

Special thanks are due to Dr. Ronald Böttcher (Stuttgart) for permission to work on the material, and for his constant interest and help during my visits to the Staatliches Museum für Naturkunde. Indeed, were it not for his careful reviewing of the manuscript, I would have fallen into considerable error. Dr. Rupert Wild also showed great interest and provided warm hospitality. The photography was completed by the photography units of the SMNS and the Natural History Museum (London), to whom I am very grateful. The manuscript was critically appraised by Drs. Barbara Stahl (Manchester, USA), Ronald Böttcher (Stuttgart) and David Ward (Orpington). I have appreciated the endeavours of Dr. G. Bloos (Stuttgart) in shepherding my manuscripts through to final publication in the Stuttgarter Beiträge. I am very grateful to Barbara Stahl for allowing me to read portions of her pre-publication typescript prepared for the forthcoming Holocephali volume of the Handbook of Paleoichthyology.

7. Literature

AVERIANOV, A. O. (1991): Novyy rod Khimeroobraznykh Khrshchevykh ryb iz Paleotsena Kazakhstana. – Paleont. Zh., **1991/2**: 116–118; Moscow. – [Russian; English translation in Paleont. J., **25/2**: 146–148; New York]

– (1992): Novyye Yurskiye Khimery Rossii. – Paleont. Zh., **1992/3**: 57–62; Moscow. – [Russian; English translation in Paleont. J., **26/3**: 76–82; New York]

BENDIX-ALMGREEN, S. E. (1983): *Carcharodon megalodon* from the Upper Miocene of Denmark, with comments on elasmobranch tooth enameloid: coronin. – Bull. geol. Soc. Denm., **32**: 1–32; Copenhagen.

BONAPARTE, C. L. J. L. (1832): Selachorum tabula analytica. – Nuovi Ann. Sci. nat. Bologna, (1), **2**: 195–214; Bologna.

BUCKLAND, W. (1835): A notice of the fossil beaks of four extinct species of fishes, referrible to the genus *Chimaera*, which occur in the Oolitic and Cretaceous Formations of England. – Proc. geol. Soc. London, **2**: 205–206; London.

CAPPETTA, H., DUFFIN, C. J. & ZIDEK, J. (1993): Chondrichthyes. – *In*: BENTON, M. J. (Ed.): The Fossil Record, **2**: 593–609; London (Chapman & Hall).

CASIER, E. (1966): Faune ichthyologique du London Clay. 469 pp. London (British Museum, Natural History).

COPE, E. D. (1869): Description of some extinct fishes previously unknown. – Proc. Boston Soc. nat. Hist., **12**: 310–317; Boston.

DEAN, B. (1906): Chimaeroid fishes and their development. – Publ. Carnegie Inst., **32**: 1–194; Washington.

DUFFIN, C. J. (1983): Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 1. Myriacanthoids and Squalorajoids. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **97**: 1–41; Stuttgart. – [1983 a]

– (1983): Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 2. A myriacanthid toothplate from the Hettangian (Lower Jurassic) of Bavaria. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **98**: 1–7; Stuttgart. – [1983 b]

EGERTON, P. de M. G. (1843): On some new species of fossil Chimaeroid fishes, with remarks on their general affinities. – Proc. geol. Soc. London, **41/94**: 153–157; London.

FRAAS, E. (1910): Chimäridenreste aus dem oberen Lias von Holzmaden. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **66**: 55–63; Stuttgart.

GARMAN, S. (1901): Genera and families of the Chimaeroids. – Proc. N. E. zool. Club, **2**: 75–77; Boston.

HAUFF, B. (sen.) (1921): Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württembergs. – Palaeontogr., **64**: 1–42; Stuttgart.

HAUFF, B. (jun.) (1953): *Ohmdenia multidentata* nov. gen. et nov. sp. Ein neuer grosser Fischfund aus dem Posidonienschiefer des Lias Epsilon von Ohmden/Holzmaden in Württemberg. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **97**: 39–50; Stuttgart.

HAUFF, B. (jun.) & HAUFF, R. (1982): Das Holzmadenbuch. 3rd edition. 136 pp.; Fellbach (Repro-Druck).

HUSSAKOF, L. (1912): The Cretaceous chimaeroids of North America. – Bull. Am. Mus. nat. Hist., **31**: 195–288; New York.

LEES, T. A. (1986): A new chimaeroid *Ptyktoptychion tayyo* gen. et sp. nov. (Pisces: Holocephali) from the marine Cretaceous of Queensland. – Alcheringia, **10**: 187–193; Adelaide.

LERICHE, M. (1927): Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (Note préliminaire). – Bull. Soc. Belge Géol. Paléont. Hydrol., **27/3**: 199–299; Brussels.

Newton, E. T. (1878): The chimaeroid fishes of the British Cretaceous rocks. – Mem. geol. Surv. U. K., **4**: 1–62; London.

Ørvig, T. (1985): Histologic Studies of Ostracoderms, Placoderms and Fossil Elasmobranchs. 5. Ptyctodontid tooth plates and their bearing on holocephalan ancestry: the condition of chimaeroids. – Zoologica Scripta, **14/1**: 55–79; London.

Pannkoke, E. (1965): Die Ammonitenfauna des Posidonienschiefers von Holzmaden (Württemberg). Thesis Univ. Tübingen. – [Mskr.]

Patterson, C. (1965): The phylogeny of chimaeroids. – Phil. Trans. roy. Soc., B, **249**: 101–219; London.

– (1992): Interpretation of the toothplates of chimaeroid fishes. – Zool. J. Linn. Soc., **106**: 33–61; London.

Reif, W.–E. (1974): *Metopacanthus* sp. (Holocephali) und *Palaeospinax egertoni* S. Woodward (Selachii) aus dem unteren Toarcium von Holzmaden. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **10**: 1–9; Stuttgart.

Riegraf, W., Werner, G. & Lörcher, F. (1984): Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias ε). 195 pp. Stuttgart (Enke).

Storms, R. (1894): Troisième note sur les poissons du terrain rupélien. – Bull. Soc. Belge Géol., **8**: 67–82; Brussels.

– (1927): see Leriche, M. (1927).

Thies, D. (1991): Posidonienschieferfische aus NW-Deutschland. – Arb. Pal. Hann., **19**: 55–87; Hannover.

Wagner, A. (1857): Charakteristik neuer Arten von Knorpelfischen aus den lithographischen Schiefern in Bayern. – Gel. Anz. Bayer. Akad. Wiss., **44**: 288–293; München.

Ward, D. J. & Duffin, C. J. (1989): Mesozoic chimaeroids. 1. A new chimaeroid from the Early Jurassic of Gloucestershire, England. – Mesozoic Res., **2**: 45–51; Leiden.

Ward, D. J. & Grande, L. (1991): Chimaeroid fish remains from Seymour Island, Antarctic Peninsula. – Antarctic sci., 3 (3): 323–330; Cambridge /England.

Ward, D. J. & McNamara, K. J. (1977): Associated dentition of the chimaeroid fish *Brachymylus altidens* from the Oxford Clay. – Palaeontology, **20/3**: 589–594; London.

Westphal, F. (1962): Die Krokodilier des deutschen und englischen Oberen Lias. – Palaeontogr., A, **118**: 23–118; Stuttgart.

Westphal, F. (1980): Die Fossillagerstätte Holzmaden. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **62**: 27–31; Stuttgart.

Wild, R. (1978): Ein Sauropoden-Rest (Reptilia, Saurischia) aus dem Posidonienschiefer (Lias, Toarcium) von Holzmaden. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **41**: 1–15. Stuttgart.

Woodward, A. S. (1891): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History), II. London (British Museum, Natural History).

– (1892): On some Teeth of Chimaeroid Fishes from the Oxford and Kimmeridge Clays of England.– Ann Mag. nat. Hist., (6), **10**: 13–16; London.

Address of the author:

Dr. C. Duffin, 146 Church Hill Road, Sutton, Surrey SM3 8NF, England.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 232	13 S., 1 Taf., 2 Abb.	Stuttgart, 20. 9. 1995

Neues über *Oxydiscites* Dacqué (Oberjura, Ammonitina, Streblitinae)

News on *Oxydiscites* Dacqué (Late Jurassic, Ammonitina, Streblitinae)

Von Günter Schweigert, Stuttgart

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

Mit 1 Tafel und 2 Abbildungen

Abstract

Newly collected specimens of *Oxydiscites laffoni* (Moesch) are reported from the base of the „Lacunosamergel Formation“ (Early Kimmeridgian, Platynota Zone) of Swabia. The comparison of noncrushed specimens of *O. laffoni* with a co-occurring new species of the microconch genus *Barthelia* Olóriz & Schairer indicates a dimorphism between *Oxydiscites* and *Barthelia*. The new species is described as *Barthelia ebeli* n. sp. The ammonite genus *Metastreblites* Olóriz 1978 is recognized as a junior synonym of *Oxydiscites* Dacqué 1933. The systematic position of *Oxydiscites/Barthelia* is discussed; it is now allocated to the Streblitinae Spath.

Zusammenfassung

Horizontierte Neufunde von *Oxydisicites laffoni* (Moesch) werden aus der basalen „Lacunosamergel-Formation“ (Weißjura gamma, Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone) des Schwäbischen Jura beschrieben. Der Vergleich unverdrückter Exemplare von *Oxydiscites laffoni* mit Funden einer neuen, gleichzeitig damit auftretenden Art der mikroconchen Gattung *Barthelia* Olóriz & Schairer lassen eine Dimorphenbeziehung gesichert erscheinen. Die neue Art wird als *Barthelia ebeli* n. sp. beschrieben. Die Ammonitengattung *Metastreblites* Olóriz 1978 ist als jüngeres Synonym von *Oxydiscites* Dacqué 1933 anzusehen. Die systematische Stellung von *Oxydiscites/Barthelia* wird diskutiert und eine Zuordnung zu den Streblitinae Spath 1925 befürwortet.

1. Einleitung

Seit der Beschreibung von *Ammonites laffoni* aus den Badener Schichten (= Schwarzbach-Formation) des Randen in Moeschs Monographie aus dem Jahre 1867 sind nur sehr wenige weitere Funde dieser Art gemacht worden. Über die Herkunft und die Entwicklung der Art gab es bisher so gut wie keine Anhaltspunkte, ebensowenig über einen möglichen Dimorphismus. Mit Ausnahme eines unbeachtet gebliebenen Hinweises auf ein Vorkommen in Spanien (GEYER in BARTHEL et al. 1966) schien die Gattung monotypisch und auf Südwestdeutschland beschränkt zu sein.

Das inzwischen zusammengetragene, immer noch spärliche Material erlaubt es nun dennoch, zu all diesen Fragen erste vorläufige Antworten zu geben und eine kleine Revision der Gattung *Oxydiscites* vorzunehmen.

Abkürzungen im Text: D = Durchmesser, Wh = Windungshöhe, Wb = Windungsbreite, Nw = Nabelweite, AR/2 = Sekundärrippen pro halbem Umgang, SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

Dank

Anregende Diskussionen, die Möglichkeit zum Studium von Vergleichsmaterial und die freundliche Bereitstellung von Abgüssen verdanke ich den Herren Dr. F. Atrops (Universität Lyon, Frankreich), Dr. G. Meléndez (Universität Zaragoza, Spanien) und Dr. G. Schairer (Bayerische Staatssammlung München). Die Herren K. Ebel (Markdorf) und B. Ruß (Nusplingen) stellten bereitwillig wertvolles, teilweise einzigartiges Fossilmaterial aus ihren Sammlungen zur Bearbeitung zur Verfügung, wofür ihnen herzlichster Dank ausgesprochen sei.

2. Systematik

Familie Glochiceratidae HYATT 1900
Unterfamilie Streblitinae SPATH 1925

Gattung *Oxydiscites* DACQUÉ 1933

Typusart: *Ammonites laffoni* MOESCH.

Oxydiscites laffoni (MOESCH) [M]

Taf. 1, Fig. 1–7

* 1867 *Ammonites laffoni*. – MOESCH, S. 293, Taf. 1, Fig. 4 (Holotypus durch Monotypie).
1960 *Cymaceras (Oxydiscites) laffoni* (MOESCH). – GEYER, S. 418, Abb. 1–7. – [Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]
1961 *Cymaceras (Oxydiscites) laffoni* (MOESCH). – GEYER, S. 102.
1966 *Cymaceras (Oxydiscites) laffoni* (MOESCH). – GEYER in BARTHEL et al., S. 192.
1991 *Oxydiscites laffoni* (MOESCH). – SCHLAMPP, S. 91, Taf. 33, Fig. 6.
1992 *Oxydiscites laffoni* (MOESCH). – SCHLAMPP, Taf. 2, Fig. 3.
1994 *Oxydiscites laffoni* (MOESCH). – SCHLEGELMILCH, S. 50, Taf. 15, Fig. 12.

Vorkommen: Platynota-Zone von Süddeutschland, der Ostschweiz und von Südspanien.

Von der Art *Oxydiscites laffoni* wurden bislang nur sehr wenige Exemplare bekannt, die vorwiegend auf der westlichen Schwäbischen Alb und im angrenzenden Jura des Randen gefunden wurden. Ein weiteres abgebildetes Exemplar wurde in Kirchleus bei Kronach im nördlichen Frankenjura gefunden (SCHLAMPP 1991, 1992; Coll. A. RICHTER, Augsburg). Sämtliche süddeutschen Exemplare stammen offensichtlich aus der tieferen Platynota-Zone. Lediglich ein kleines Fragment aus „Weißjura gamma“ vom Gräbelesberg bei Tieringen (SMNS 62610) läßt eine genauere stratigraphische Fundschichtangabe, aus der sich die Zone erschließen ließe, vermissen. Im Typusgebiet der Art, dem Jura des Randen, fand Dr. R. Gygi (Naturhistorisches Museum Basel, mündl. Mitt.) ebenfalls ein Belegstück der Art in der *platynota*-Zone der dortigen Schwarzbach-Formation, die dem Weißen Jura gamma (= „Lacunosamergel-Formation“) im Schwäbischen Jura entspricht.

Auch im Profil der „Peña Rubia“ bei Cehegín (Provinz Murcia, Subbetischer Jura) wurde ein horizontiertes Exemplar in der dortigen *platynota*-Zone gefunden (GEYER in BARTHEL et al. 1966: 192). Dieses nicht ausgewachsene Exemplar (Taf. 1, Fig. 7) ist bisher das einzige bekannt gewordene Stück von *Oxydiscites laffoni* aus dem spanischen Jura, obwohl in letzter Zeit sehr detaillierte spanische Unter-Kimmeridgium-Profile aufgenommen worden sind (z. B. OLÓRIZ & RODRIGUEZ-TOVAR 1993). Es stellt zugleich ein Schlüsselstück dar, da es als einziges die Skulpturmerkmale innerer Windungen zeigt. Diese besteht aus sehr feinen, biplikaten, leicht sichelförmig gebogenen Rippen. Die Externseite ist breit gerundet, wobei auf der Medianlinie ein fadenförmiger Kiel entwickelt ist. Später wird der Windungsquerschnitt rasch höher und ist dann zugeschärft. Von der Seite betrachtet ist das Stück vom Holotypus der Art *Barthelia subbetica* OLÓRIZ & SCHAIRER kaum zu unterscheiden (vgl. Taf. 1, Fig. 9). Letzteres Exemplar erwies sich durch die erhaltenen Mündungsapophysen als Mikroconch. Die Externseite bleibt bei diesem auch im Bereich der Wohnkammer gerundet. Bei dem juvenilen Makroconch ist die typische Kielwellung noch nicht vorhanden, da diese erst in einem späteren Berippungsstadium einsetzt. Die in derselben Bank gefundenen, relativ großwüchsigen, kräftig skulpturierten Exemplare von *Sutneria platynota* (REINECKE) entsprechen nach dem Vergleich mit den Untersuchungen von SCHAIRER (1979) einem frühen Morphotyp der Art (Taf. 1, Fig. 10), so daß auch der spanische Fund von *Oxydiscites laffoni* aus der frühen Platynota-Zone datiert. An weiteren Ammonitenfunden aus dieser Bank sind *Sowerbyceras silenum* (FONTANNES) (SMNS 62616) und *Idoceras (Lessiniceras) raschii* (CANAVARI) (SMNS 62615) zu nennen.

Eines der am besten, da verhältnismäßig wenig verdrückt erhaltenen Exemplare (Taf. 1, Fig. 1) stammt von Hausen im Tal (Obere Donau). Das Stück wurde an derselben Lokalität wie der unten beschriebene Holotypus von *Barthelia ebeli* n. sp. gefunden, allerdings in einer geringfügig höheren Kalkbank. Es besitzt die dichteste Berippung aller mir vorliegenden Exemplare, fügt sich aber zwanglos in die Variationsbreite der Art ein. Die Kielwellung ist bei diesem Stück besonders eindrucksvoll entwickelt. Auf dem Phragmokon ist eine feine Spiralstreifung zu beobachten, die bei den übrigen Stücken nicht vorhanden ist.

Das größte Exemplar (Taf. 1, Fig. 4), von Obernheim stammend, dürfte ausgewachsen gewesen sein. Hier fällt auf, daß sich – wie auch beim Holotypus – im Anschluß an das von den älteren Funden (GEYER 1960) her bereits bekannte Berippungsstadium noch ein letztes Stadium anschließt, bei dem die Berippung stark reduziert ist. Die innere Flanke ist vollkommen glatt, und im äußeren Flankendrittel erscheint eine seichte laterale Einkerbung. Außen sind wenige grobe, etwas zurückgebogene Sekundärrippen zu erkennen. Die Windungshöhe nimmt dabei in diesem Bereich stark ab, und auch der Kiel verflacht sich zusehends.

Der Verlauf der Sutur ist bei dem körperlich erhaltenen Exemplar aus Böttingen (Taf. 1, Fig. 5) recht gut zu beobachten (Abb. 1), so daß die eigentümliche, stark interpretierte Wiedergabe bei GEYER (1960, Abb. 4) etwas zu korrigieren ist.

Maße (D, Wh, Nw, Wb in Millimetern):

Exemplar	Fundort	D	Wh	Nw	Wb	AR/2
Holotypus	Jura des Randen	41	21	2,5	–	21
SMNS 19687	Aggenhausen	34	16	2	8,7	19
SMNS 19686	Tuttlingen	35	17	2	–	19

Exemplar	Fundort	D	Wh	Nw	Wb	AR/2
SMNS 62606	Böttingen/Heuberg	37,5	22	3	9,0	21
SMNS 62607	Obernheim	46	22	3	11,5	19
SMNS 62608	Cehegín (Spanien)	21	12	1,8	10	16
SMNS 62609	Eningen/Achalm	33,5	17	2,2	–	19
SMNS 62611	Hausen im Tal	36	19,5	2,2	8,0	23

Oxydiscites ellipticus (Olóriz) [M]

* 1978 *Metastreblites ellipticus* n. sp. – Olóriz, S. 55, Taf. 2, Fig. 1–2 (Fig. 1 = Holotypus)

Vorkommen: Strombecki-Zone bis basaler Teil der Divisum-Zone von Südspanien; Hypselocyclum-Zone von Marokko (Prerif, mündliche Mitteilung Dr. F. Atrops, Lyon).

Die Art *Metastreblites ellipticus* (= Typusart von *Metastreblites* Olóriz) wurde auf vier Ammonitenreste aus Rotkalken des Subbetischen Juras der Sierra Gorda (Prov. Granada) begründet.

Insbesondere der Paratypus von dieser Art ist kaum von *Oxydiscites laffoni* zu trennen und könnte bei großzügiger Artauffassung ohne weiteres noch daran angeschlossen werden, insbesondere wenn man das adulte Berippungsstadium des Exemplars von Obernheim zum Vergleich heranzieht (s. o.). Unterschiede zu *Oxydiscites laffoni* bestehen offensichtlich in einer vielleicht etwas gröberen Berippung, einem größeren Enddurchmesser und einer stärkeren Abknickung der Wohnkammer, die beim Holotypus von *O. ellipticus* aber durch Korrosion noch verstärkt ist.

*Oxydiscites praesemiformis (*Olóriz) [M]

* 1978 *Metastreblites praesemiformis* n. sp. – Olóriz, S. 56, Taf. 2, Fig. 3, Taf. 3, Fig. 11 (2 Ansichten vom Holotypus).
1993 *Metastrebilites olorizi* n. sp. – Sarti, S. 70, Taf. 5, Fig. 1–2.

Vorkommen: Strombecki-Zone von Südspanien, basaler Teil der Herbichi-Zone der Südalpen.

Oxydiscites praesemiformis unterscheidet sich von *O. ellipticus* im wesentlichen nur durch eine leichte Einmuldung der Externseite auf der Wohnkammer und dem Auftreten leicht knotenartiger Verdickungen auf der Flanke auf Höhe der Basis der Sekundärrippen, wie sie ähnlich auch in einem früheren Berippungsstadium bei *Oxydiscites laffoni* auftreten können. Das etwas frühere Einsetzen dieser Rinne bei den beiden von Sarti aus den Südalpen beschriebenen, äußerst schlecht erhaltenen Exemplaren aus einer Ammonitico-Rosso-Fazies dürfte auf intraspezifischer Variabilität beruhen, wobei die Stücke aus den Südalpen geringfügig jünger zu sein scheinen als der Holotypus aus Spanien. Auch *O. praesemiformis* erreicht einen größeren Durchmesser als *O. laffoni*. Das gleichzeitige Vorkommen mit *Oxydiscites ellipticus* (Olóriz) deutet auf eine artliche Aufspaltung zwischen der Platynota- und der Strombecki-Zone.

Ergänzende Bemerkung

Für die aus dem subborealen Jura Sibiriens beschriebene Art *Streblites taimyrensis* Mesezhnikov wurde gelegentlich auch eine Zugehörigkeit zur Gattung *Oxydiscites* vermutet (Callomon & Birkelund 1980; Mesezhnikov 1984). Sie besitzt aber keine näheren morphologischen Beziehungen dazu (kein Wohnkammerknick, kein gewellter Kiel) und steht rein morphologisch der Gattung *Ochetoceras* näher. Vermutlich ist die aus dem Fernen Osten Rußlands beschriebene Art *Ochetoceras elgense* KHUDOLEY & KALACHEVA (in SEY & KALACHEVA 1983) eng verwandt oder sogar artlich damit identisch. Diese Arten werden als Einwanderer aus dem submediterranen Jura gedeutet, die zeitweise sogar bis in boreale Breiten vorgedrungen zu sein scheinen, und sich dort endemisch weiterentwickelt haben.

Gattung *Barthelia* OLÓRIZ & SCHAIRER 1978

Typusart: *Barthelia subbetica* OLÓRIZ & SCHAIRER.

Barthelia subbetica OLÓRIZ & SCHAIRER [m]

Taf. 1, Fig. 9

* 1983 *Barthelia subbetica.* – OLÓRIZ & SCHAIRER S. 578, Fig. 1/1–4, 2.
cf. 1992 *Barthelia subbetica* OLÓRIZ & SCHAIRER. OLÓRIZ et al., Fig. 3.

Von dieser sehr seltenen, mikroconchen Art wurden bisher nur drei Exemplare aus dem Jura Spaniens bekannt. Der Holotypus und der Paratypus stammen aus der Bimammatum-Zone des subbetischen Juras von Südspanien. Ein weiteres Exemplar stammt hingegen aus der Planula-Zone des Präbetischen Juras. Letzteres weist im Gegensatz zu den älteren Stücken eine etwas feinere Skulptur mit einzelnen triplikaten Rippen auf und steht in dieser Beziehung morphologisch intermediär zwischen *Barthelia subbetica* und *B. ebeli* n. sp.

OLÓRIZ et al. (1992) deuten das jüngere Vorkommen der Art im Präbetikum als ein Vordringen auf den Schelf; für einen solchen Schluß sind die wenigen Fundstücke allerdings keine ausreichende Grundlage.

Barthelia alba (FISCHER) [m]

* 1913 *Oecoptychius albus* n. sp. – FISCHER, S. 55, Taf. 5, Fig. 24 (Holotypus durch Monotypie).
1983 „*Oecoptychius*“ *albus* FISCHER – OLÓRIZ & SCHAIRER, S. 578.
1994 *Barthelia alba* (FISCHER). – SCHLEGELMILCH, S. 41, Taf. 15, Fig. 12.

Die Art von wurde FISCHER (1913) auf ein einzelnes, unvollständiges Exemplar begründet, das trotz intensiver Nachsuche in der Sammlung des Instituts für Geologie und Paläontologie in Tübingen bereits seit Jahren nicht mehr auffindbar ist und deswegen wohl als verloren gelten muß. Es soll aus dem Malm α vom „Böllat“ bei Burgfelden stammen, nach der Angabe auf der Tafelerläuterung aus verschwammten Äquivalenten der Impressamergel-Formation („Weißjura α’“). Da in der dortigen Gegend die Verschwammung erst in der höheren Bifurcatus-Zone einsetzt, und die Impressamergel-Formation auch noch fast die gesamte Bimammatum-Zone umfaßt (SCHWEIGERT 1995), ist es durchaus möglich, daß eine artliche Identität mit *Barthelia subbetica* besteht.

Barthelia ebeli n. sp. [m]

Taf. 1, Fig. 8

Holotypus: Orig. zu Taf. 1, Fig. 8, SMNS Inv.-Nr. 26832.
Locus typicus: Hausen im Tal (Westliche Schwäbische Alb, Obere Donau).
Stratum typicum: Basale Lacunosamergel-Formation, Unter-Kimmeridgium, tiefe Platynota-Zone.
Derivatio nominis: nach Herrn Dipl.-Ing. K. EBEL, dem Finder des Holotypus.
Material: 1 Exemplar (= Holotypus).

Diagnose. – Mikroconche, sehr engnabelige Ammonitenart mit breitovalem Windungsquerschnitt, medianem Kiel und bi- bis triplikaten Sichelrippen, die nicht durch eine laterale Furche unterbrochen sind.

Beschreibung. – Beim Holotypus handelt es sich um den nahezu vollständigen, körperlich erhaltenen Steinkern eines sehr engnabeligen Ammoniten mit ovalem Windungsquerschnitt. Lediglich der Mundsaum mit den Apophysen fehlt, doch erweist sich das Stück mit Wohnkammer und vorangehender Lobendrängung zweifelsfrei als Mikroconch. Die Rippen spalten meist biplikat oder triplikat auf und sind leicht sichelförmig geschwungen. Auf der gerundeten Externseite sind die Rippen unterbrochen, und es ist ein fadenartiger Kiel aufgesetzt, der jedoch nicht von seitlichen Furchen begleitet wird.

Differentialdiagnose. – Art der Gattung *Barthelia*, die sich von *B. subbetica* durch ihre dichtere, stärker aufspaltende Berippung unterscheidet. Von der gleichzeitig auftretenden *Sutneria platynota* (REINECKE) unterscheidet sich *Barthelia ebeli* durch das Fehlen von Knötchen, den Besitz eines Kiels sowie eine wesentlich stärkere Involution.

Maße: D = 20 mm, Wh = 12,8 mm, Nw = 2,2 mm, Wb = 11 mm, IR/2 = 10, AR/2 = 28.

3. Zur systematischen Stellung von *Oxydiscites/Barthelia*

Ein bislang nicht einheitlich gelöstes Problem ist die taxonomische Behandlung von Dimorphenpaaren. Prinzipiell werden 3 verschiedene Wege benützt. Der hier gewählte Weg ist eine formale nomenklatorische Trennung von Mikro- und Makroconch, wobei aber auf die Dimorphenbeziehung hingewiesen wird. Vielfach werden mikro- und makroconche Gattungen auch als unterschiedliche Untergattungen geführt, was natürlich nicht einer Untergattung im Sinne der zoologischen Nomenklatur entspricht. In diesem Falle müßte man aus Prioritätsgründen *Barthelia* OLÓRIZ & SCHAIRER als Untergattung in die Gattung *Oxydiscites* DACQUÉ einbeziehen. Am konsequentesten wäre es natürlich, Mikro- und Makroconche einer Art auch einem gemeinsamen Taxon zuzuordnen. In diesem Falle wäre die Aufstellung der Art *Barthelia ebeli* eigentlich überflüssig, und die Mikroconchen müßten gleichfalls zur Art *Oxydiscites laffoni* (MOESCH) gestellt werden. Es bleibt späteren Bearbeitern vorbehalten, diese Problematik einheitlich zu lösen.

In der Systematik wurde die bislang monotypische Gattung *Oxydiscites* in die Nähe der Gattung *Cymaceras* gerückt, weil diese ebenfalls einen in der Medianebene gewellten Kiel aufweist (GEYER 1960). Reiches Material von *Cymaceras* von einer Fundstelle im Fränkischen Jura wurde von SCHAIRER & SCHLAMPP (1991) vorgestellt, wobei sich ein offenkundiger Dimorphismus zeigt, den allerdings bereits OPPEL (1862: 197) bemerkte. Für die Mikroconchen wurde jüngst die (Unter-)Gattung *Trochiskioceras* SCHAIRER & SCHLAMPP eingeführt. ZIEGLER (1979) bezweifelte den Dimorphismus, da seinerzeit nicht bekannt war, daß *Cymaceras* zusammen mit „*Ammonites bidentosus* QU.“ vorkommt. Dieser ganz andersartige Dimorphismus zeigt deutlich, daß *Oxydiscites* und *Cymaceras* sehr wohl eigenständige, konvergente Entwicklungen darstellen, denen man beiden Gattungsrang einräumen sollte. Scheinbare Übergangsformen zwischen beiden Gattungen, nämlich zwischen *Oxydiscites laffoni* und *Cymaceras perundatum* (vgl. WEGELE 1930), beruhen offensichtlich nur auf einer Parallelentwicklung.

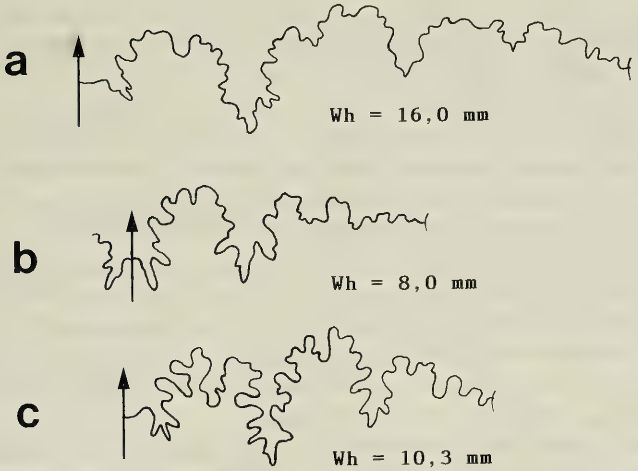


Abb. 1. Vergleich der Suturen von *Oxydiscites/Barthelia* (Streblitinae) mit derjenigen von *Cymaceras* (Glochiceratinae).

a. *Oxcydiscites laffoni* (Moesch), Platynota-Zone, Böttingen/Heuberg, SMNS 62606.
b. *Barthelia ebeli* n. sp., Holotypus, Platynota-Zone, Hausen i. Tal, SMNS 26832.
c. *Cymaceras guembeli* (Oppel), wahrscheinlich späte Platynota-Zone, Geislingen/Steige (Orig. Wegele 1930, Abb. 3, SMNS 62613).

Die Entwicklung der Gattung *Oxydiscites* läßt sich ausweislich dem Auftreten von *Barthelia* mindestens bis in die Bimammatum-Zone des Oberen Oxfordiums zurückverfolgen und reicht noch bis in die basale Divisum-Zone. Gemeinsames morphologisches Merkmal von *Oxydiscites* und *Cymaceras* ist ein fein gesägter Hohlkiel, der in der Medianebene wellenartig pendelt. Ein ähnlicher Kiel wie bei *Oxydiscites* und *Cymaceras* tritt auch in der Gattung *Ochetoceras* sowie bei *Streblites* auf, nicht jedoch in der Verwandtschaft der Taramelliceratinae, in der auf der Externseite lediglich Höcker oder Knötchen, niemals jedoch ein feingesägter Kiel auftritt. Die Gattung *Granulochetoceras* besitzt gleichfalls einen gezähnten, aber wellenartig an- und abschwellenden Kiel. Die ohnehin schwer voneinander abzutrennenden Gattungen *Ochetoceras* und *Streblites* sind eigentlich im Prinzip nur im Vorhandensein oder Fehlen einer lateralen Spiralfurche voneinander unterscheidbar (vgl. Höroldt 1964). Ochetoceraten scheinen jedoch, abgesehen vom subbetischen Jura Spaniens und dem karibischen Jura, im Vergleich mit submediterranen Juragebieten ziemlich selten zu sein, während *Streblites* und *Taramelliceras* die für den eigentlichen tethyalen Jura charakteristischeren Gattungen darstellen, die ab und zu auch in die Randmeere der Tethys eingewandert sind (Submediterran, Indisch-Ostafrikanische Provinz). *Streblites* und *Oxydiscites* können auf der Externseite der Wohnkammer eine rinnenartige Einmuldung ausbilden, was bei *Ochetoceras*, *Granulochetoceras* und *Cymaceras* unbekannt ist.

Bisher erfolgte die systematische Zuordnung von *Oxydiscites* meistens zu den Ochetoceratinae (Geyer 1960; Schlampp 1991, 1992; Schlegelmilch 1994). Loriol (1876) stellte als einziger *Ammonites laffoni* aufgrund des gezähnelten Kiels zu „*Amaltheus*“, d.h. zu der heutigen Gattung *Amoeboceras*, was aber völlig abwegig erscheint. Noch engere Beziehungen als zu den Ochetoceratinae sind jedoch zu den Streblitinae gegeben. Hier ist neben dem Fehlen der lateralen Spiralfurche insbesondere eine markant abgewinkelte Wohnkammer zu nennen, wie sie auch bei anderen Vertretern der Streblitinae zu beobachten ist (z. B. *Proscaphites* [M], *Creniceras* [m], *Cyrtosiceras* [m], *Semiformiceras semiforme* [M], die teilweise aber ebenfalls noch zu den Taramelliceratinae gerechnet werden. Es ist wohl am sinnvollsten, die Ochetoceratinae SPATH 1928 (= Glochiceratinae HYATT 1990, vgl. DONOVAN et al. 1981) und die Streblitinae auch weiterhin auf Unterfamilienebene zu trennen und beide in eine übergeordnete Familie einzubeziehen, in der dann als weitere Unterfamilie die Taramelliceratinae SPATH gegenüberstehen. Eine solche Gliederung würde auch den Dimorphismusbeziehungen gerecht werden, was an dieser Stelle aber nicht näher erörtert werden kann. Als übergeordnetes Taxon kommt entweder die Familie Glochiceratidae HYATT 1900, oder, wenn man die Familie weiter fassen möchte, die Familie Oppeliidae BONARELLI 1894 in Betracht.

Die Familie Haploceratidae ZITTEL 1884 ist hingegen auf eine Ammonitengruppe begründet, die sich von den „Oppelien“ durch einen vollkommen andersartigen Dimorphismus unterscheidet, wobei die Mikroconchen statt einer löffelartig gestielten Apophyse nur einen breiten Mündungslappen ausbilden (vgl. ENAY & CECCA 1986).

Die bisherige Zuordnung von *Barthelia* zu den Taramelliceratinae muß nun nach Kenntnis des Dimorphismus revidiert werden. Die von OLÓRIZ & SCHAIRER (1978) mit *Barthelia* verglichene Gattung *Sphaerodomites* ist möglicherweise gleichfalls besser in die Streblitinae einzuordnen, während echte Taramelliceraten wie *Flexispinites flexispinatus* (OPPEL) keinen echten Kiel, sondern nur isolierte Höckerchen ausbilden. Diese können gelegentlich langgesteckt sein, und dann sogar miteinander zu einer kielartigen Externstruktur verschmelzen, wie es bei *Flexispinites leptotropeus* der Fall ist (vgl. SCHAIRER 1984). Im Vergleich zwischen *Oxydiscites, Barthelia* und *Cymaceras* sind die Suturen bei *Cymaceras* deutlich stärker zerschlitzt, ansonsten aber recht ähnlich (Abb. 1). Die auffallendsten Ähnlichkeiten der Sutur von *Oxydicscites* bestehen wiederum gerade mit gewissen Streblitinae, z. B. *Campylites* (vgl. SCHLEGELMILCH 1994: 46), doch ist der Verlauf der Suturen bei Streblitinae, Ochetoceratinae (= Glochiceratinae) und auch Taramelliceratinae nicht grundsätzlich verschieden.

4. Phylogenetische Entwicklung von *Oxydiscites/Barthelia*

Abb. 2

Die Identifizierung der Gattung *Barthelia* als mikroconcher Partner von *Oxydiscites* macht es trotz der spärlichen Funde möglich, die Entwicklung der Gattung, die bislang nur aus der Platynota-Zone des Unter-Kimmeridgiums bekannt war, bis in die Bimammatum-Zone zurückzuverfolgen. Die Makroconchen dieser frühen Vertreter sind bislang noch unbekannt. Im Unter-Kimmeridgium reicht die Gattung nach bisheriger Kenntnis bis in die basale Divisum-Zone. Eine direkte Ableitung der untertithonischen Gattung *Semiformiceras* von *Oxydiscites* ist sicher nicht möglich. Die morphologische Ähnlichkeit beruht nur auf konvergenter Entwicklung innerhalb derselben Gruppe, denn die abgewinkelte Wohnkammer von *Semiformiceras semiforme* (OPPEL) ist bei den frühen Vertretern der Gattung, wie *Semiformiceras fallauxi* (OPPEL) und *S. birkenmajeri* KUTEK & WIERZBOWSKI, noch nicht vorhanden.

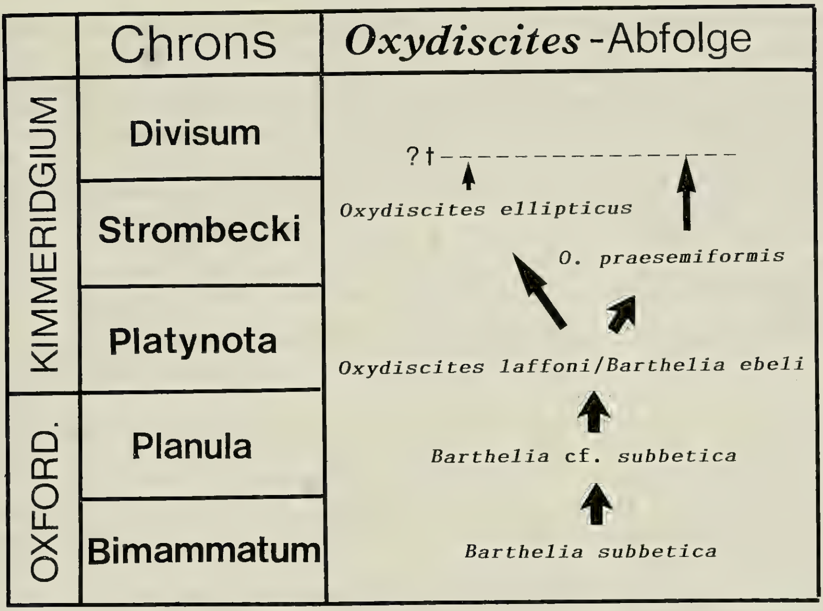

Chrons
Oxydiscites -Abfolge
KIMMERIDGIUM
OXFORD.
Divisum
Strombecki
Platynota
Planula
Bimammatum
?†
Oxydiscites ellipticus
O. praesemiformis
Oxydiscites laffoni/Barthelia ebeli
Barthelia cf. subbetica
Barthelia subbetica

Abb. 2. Phylogenetische Entwicklung der Gattung *Oxydiscites* [M]/*Barthelia* [m] im tethyalen Oberjura.

Zwischen der frühen Platynota-Zone und der Strombecki-Zone fand offensichtlich eine Aufspaltung in die beiden Arten *Oxydiscites ellipticus* (Olóriz) und *O. praesemiformis* (Olóriz) statt. Die mikroconchen *Barthelia*-Arten zu diesen beiden *Oxydiscites*-Arten sind noch nicht bekannt geworden. Innerhalb der Gattung *Barthelia* ist ein deutlicher Trend zu einer verstärkten Rippenaufspaltung zu erkennen, der sich vielleicht noch weiter fortsetzte.

Die Seltenheit der Gattung *Oxydiscites* und ihres mikroconchen Partners *Barthelia* beruht wohl unter anderem auch darauf, daß sie nur kurzfristig in die submediterrane Faunenprovinz einwanderte, und die entsprechenden Faunenhorizonte dort nicht überall entwickelt sind, während die geringmächtigen mediterranen Knollenkalk-Profile ohnehin lückenhaft und meistens schwierig horizontiert abzusammeln sind. Eine andere Erklärungsmöglichkeit ist, daß sich das Entwicklungszentrum der Gruppe möglicherweise gar nicht in der Tethys, sondern in einem anderen, noch unbekannten Juragebiet befindet.

5. Literatur

Barthel, K. W., Cediel, F., Geyer, O. F. & Remane, J. (1966): Der subbetische Jura von Cehegín (Provinz Murcia, Spanien). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **6**: 167–211, 4 Abb., 3 Tab.; München.

Callomon, J. H. & Birkelund, T. (1980): The Jurassic transgression and the mid-late Jurassic succession in Milne Land, central East Greenland. – Geol. Mag., **117**: 211–226, 3 Taf.; London.

Dacqué, E. (1933–34): Wirbellose des Jura. – *In*: Gürich, G. (Hrsg.): Leitfossilien, **7**: 1–582, 48 Taf., 3 Abb.; Berlin (Borntraeger).

Donovan, D. T., Callomon, J. H. & Howarth, M. K. (1981): Classification of Jurassic Ammonitina. – *In*: House, M. R. & Senior, J. R. (Hrsg.): The Ammonoidea. – Systematic Association, spec. Vol., **18**: 101–155, 5 Abb.; London & New York (Academic Press).

Enay, R. & Cecca, F. (1986): Structure et évolution des populations tithoniques du genre d'ammonites téthysien *Haploceras* Zittel, 1868. – *In*: Pallini, G. (Hrsg.): Atti I Convegno Fossili Evolutione Ambiente, Pergola 25–28 ottobre 1984, 37–53, 4 Taf., 6 Abb.; Pergola.

Fischer, E. (1913): Über einige neue oder in Schwaben bisher unbekannte Versteinerungen des Braunen und Weißen Jura. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **69**: 31–59, 1 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

Geyer, O. F. (1960): Über *Oxydiscites* Dacqué. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ochetoceratinae (Cephal. jurass.). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1960**: 417–425, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1961): Beiträge zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Weißen Jura γ (Unteres Unterkimmeridgium) in Württemberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **116**: 84–113, 3 Abb., 5 Tab.; Stuttgart.

Höroldt, U. (1964): Morphologie und Systematik der weißjurassischen Ammoniten-Gattungen *Streblites* und *Ochetoceras* unter besonderer Berücksichtigung des Hohlkiels. – Diss. Univ. Tübingen, 105 S., 6 Taf., 35 Abb.; Tübingen. – [Fotodruck]

Loriol, P. de (1876): Monographie paléontologique de couches de la zone à *Ammonites tenuilobatus* (Badener Schichten) de Baden (Argovie). – Mém. Soc. paléont. Suisse, **3**: 1–32, 4 Taf.; Genève.

Mesezhnikov, M. S. (1984): Kimmeridgian and Volgian on the North of the U.S.S.R. 160 S.; Leningrad (Nauka).

Moesch, C. (1867): Geologische Beschreibung des Aargauer Juras und der nördlichen Gebiete des Kantons Zürich. – Beitr. geol. Kt. Schweiz, **4**: XV+319 S., 7 Taf., 13 Abb., 2 Kt.; Bern.

Olóriz, F. (1978): Kimmeridgiano-Tithonico inferior en el sector central de las Cordilleras Beticas (Zona Subbetica). Paleontologia, Bioestratigrafia. – Tesis doctorales Univ. Granada, **184**, 758 S., 57 Taf.; Granada.

Olóriz, F. & Schairer, G. (1983): *Barthelia* n. g., n. sp. (Taramelliceratinae, Ammonitidae). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1983**: 577–584, 4 Abb.; Stuttgart.

Olóriz, F. & Rodriguez-Tovar, F. J. (1993): Lower Kimmeridgian biostratigraphy in the Central Prebetic (Southern Spain. Cazorla and Segura de la Sierra sectors). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1993**: 150–170, 5 Abb.; Stuttgart.

Olóriz, F., Rodriguez-Tovar, F. J. & Schairer, G. (1992): New record of *Barthelia subbetica* Olóriz & Schairer from the South Iberian paleomargin. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1992**: 343–350, 3 Abb.; Stuttgart.

Oppel, A. (1862): III. Über jurassische Cephalopoden. – Palaeont. Mitt., **1**: 127–262, 35 Taf.; Stuttgart.

Sarti, C. (1993): Il Kimmeridgiano delle Prealpi Veneto-Trentine, faune e biostratigrafia. – Mem. Mus. civ. Stor. nat. Verona (II Serie), Sez. Sci. della Terra, **5**: 1–145, 29 Taf., 66 Abb., 7 Tab.; Verona.

Schairer, G. (1970): Quantitative Untersuchungen an *Sutneria platynota* (Reinecke) (Perisphintidae, Ammonoidea) der fränkischen Alb (Bayern). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **10**: 153–174, 2 Taf., 13 Abb.; München.

– (1984): *Flexispinites* nov. gen. (Taramelliceratinae, Ammonoidea). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **24**: 39–49, 1 Taf., 1 Abb.; München.

Schairer, G. & Schlampp, V. (1991): *Cymaceras* (Ochetoceratinae) von Esselberg. – Münchner geowiss. Abh., A, **19**: 101–128, 6 Taf.; München.

Schlampp, V. (1992): Die Ochetoceratinae – Faszinierende Ammonitengruppe aus dem Malm. – Fossilien, **1992**: 113–119, 2 Taf.; Korb (Goldschneck).

Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. – VII+297 S., 73 Taf.; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

Schweigert, G. (1995): *Amoebopeltoceras* n. g., eine neue Ammonitengattung aus dem Oberjura (Ober-Oxfordium bis Unter-Kimmeridgium) von Südwestdeutschland und Spanien. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **227**: 1–12, 10 Abb.; Stuttgart.

Sey, I. I. & Kalacheva, E. D. (1983): On the invasion by Tethyan ammonites of the Boreal Late Jurassic basins of the Eastern USSR. – Trudy Inst. Geol. Geofiz. Akad. Nauka SSSR, Sibir. otdel., **555**: 61–72, 3 Taf.; Novosibirsk. – [Russisch]

Wegele, L. (1930): Beiträge zur Kenntnis von Stratigraphie und Fauna des süddeutschen Oberen Juras. – Ber. naturwiss. Ver. Schwaben u. Neuburg, **48**: 1–12, 1 Taf.; Augsburg.

Ziegler, B. (1979): Über den *Ammonites bidentosus* Quenstedt. – Paläont. Z., **53**: 281–290, 5 Abb.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:
Dipl.-Geol. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Fig. 1. *Oxydiscites laffoni* (Moesch), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, Hausen im Tal, Böschung der Donautalstraße bei der Donaubrücke (Coll. Russ, SMNS 62611). a: Seitenansicht, b: Ventralansicht. – x 1.

Fig. 2. *Oxydiscites laffoni* (Moesch), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, Eningen/Achalm, Steige nach St. Johann (Coll. Gussmann, SMNS 62609). – x 1.

Fig. 3. *Oxydiscites laffoni* (Moesch), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, Tuttlingen (Coll. Rebholz, SMNS 19686). – x 1.

Fig. 4. *Oxydiscites laffoni* (Moesch), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, Obernheim (Coll. Dopathka, SMNS 62607). – x 1.

Fig. 5. *Oxydiscites laffoni* (Moesch), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, Böttingen/Heuberg (Coll. Hak, SMNS 62606). – x 1.

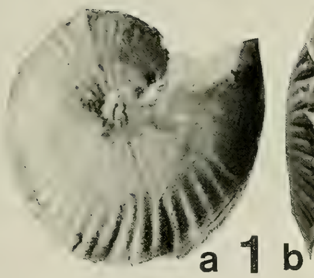
Fig. 6. *Oxydiscites laffoni* (Moesch), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, Mahlstetten, Aggenhausener Steige (Coll. Rebholz, SMNS 19687). – x 1.

Fig. 7. *Oxydiscites laffoni* (Moesch), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, „Peña Rubia“ W Cehegín, Prov. Murcia, Spanien (Coll. Geyer, SMNS 62608). a: Seitenansicht, b–c: Ventralansicht. – x 1; d: Seitenansicht. – x 2.

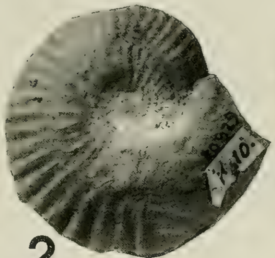
Fig. 8. *Barthelia ebeli* n. sp., Holotypus, Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, Hausen im Tal, Böschung der Donautalstraße bei der Donaubrücke (Coll. Ebel, SMNS 26832). a, c: Ventralansicht; b, d: Seitenansicht. – a–d: x 1; e–f: vergrößert.

Fig. 9. *Barthelia subbetica* Olóriz & Schairer, Abguß vom Holotypus, Ober-Oxfordium, Bimammatum-Zone, Sierra del Quipar S Cehegín, Prov. Murcia, Spanien (SMNS 62604; Original: Departamento de Paleontologia, Universidad de Granada, Spanien). – x 1.

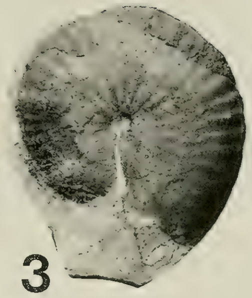
Fig. 10. *Sutneria platynota* (Reinecke), Unter-Kimmeridgium, Platynota-Zone, „Peña Rubia“ W Cehegín, Prov. Murcia, Spanien (Coll. Geyer, SMNS 62613/1). – x 1.



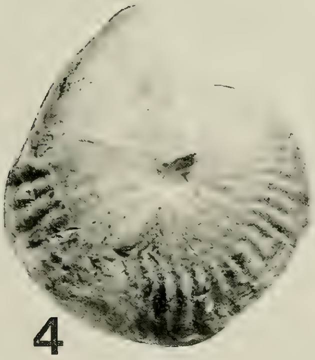
1



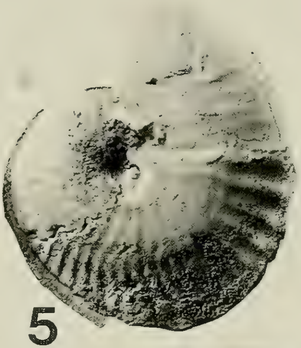
2



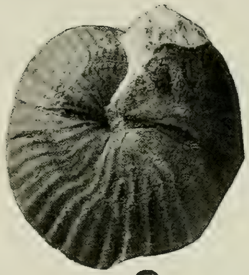
3



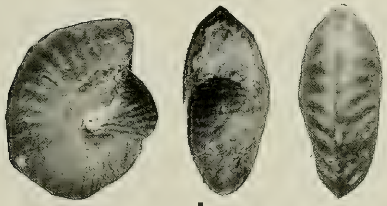
4



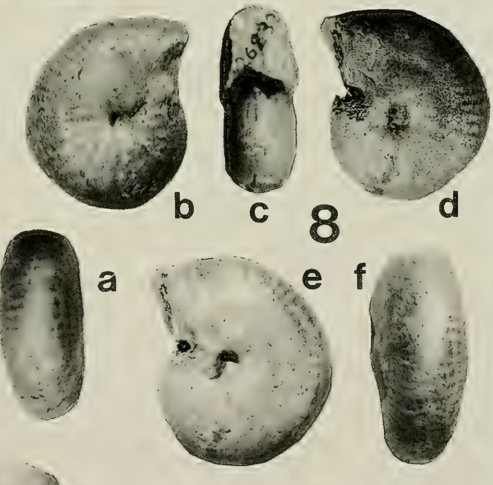
5



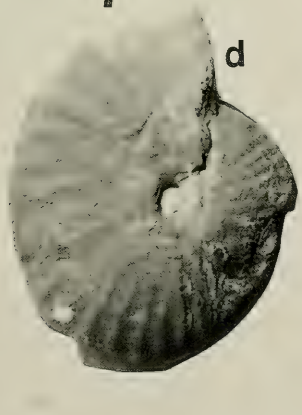
6

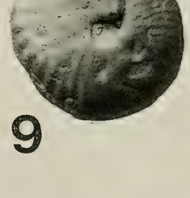


7

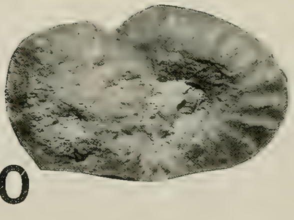


8





9



10

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 233	17 S., 2 Taf., 3 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 15. 11. 1995

Neubeschreibung von *Strandesia risgoviensis* nov. comb. (Sieber 1905) (Crustacea, Ostracoda) aus dem Nördlinger Ries (Miozän, Süddeutschland)

Redescription of *Strandesia risgoviensis* nov. comb. (Sieber 1905) (Crustacea, Ostracoda) of the Nördlinger Ries (Miocene, southern Germany)

Von Horst Janz, Stuttgart

Mit 2 Tafeln, 3 Abbildungen und 1 Tabelle

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

Abstract

The discovery of very well preserved valves of the Ries ostracod which is known as *Cypris risgoviensis* Sieber enabled a first detailed characterisation of this species. The species is redescribed and allocated to the genus *Strandesia* Stuhlmann 1888.

A specific character of *Strandesia risgoviensis* is the swelling of the posteroventral inner lamella of left female valves (pl. 1, fig. 5). Male and female valves can be distinguished clearly by their gonad imprints. Such imprints are often present also in A-1 stages. All of the 8 larval stages were found and could be defined by means of height-length measurements (tab. 1, textfig. 3). The autochthonous occurrence of this species is proved by the presence of all larval stages at the same locality which allows some conclusions to the ecology of *Strandesia risgoviensis*.

Thereafter, *Strandesia risgoviensis* was living preferably in the shallow littoral zone which was colonised by algae as well as by the gastropod *Hydrobia*. There it is usually the only ostracod species and reaches high population densities. The co-existence with *Hydrobia* can be considered an indication of its tolerance against higher salt concentrations. Although herewith the presence of *Strandesia risgoviensis* is proved only for the Ries the drawing of Sieber (1905, textfig. 16) indicates also its occurrence in the Upper Freshwater Molasse.

Zusammenfassung

Die Entdeckung sehr gut erhaltener Schalen der als *Cypris risgoviensis* Sieber bekannten Ostrakode des Nördlinger Rieses ermöglicht erstmals eine ausführliche Charakterisierung dieser Art. Die Art wird neu beschrieben und der Gattung *Strandesia* Stuhlmann 1888 zugeordnet.

Ein besonderes Erkennungsmerkmal von *Strandesia risgoviensis* ist die Aufwölbung der posteroventralen Innenlamelle der linken weiblichen Klappe (Taf. 1, Fig. 5). Männchen und

Weibchen können anhand von Gonadenabdrücken eindeutig unterschieden werden. Auch A-1-Stadien weisen häufig Gonadenabdrücke auf. Es wurden alle 8 Larvenstadien gefunden und anhand ihrer Höhen-Längen-Meßwerte abgegrenzt (Tab. 1, Abb. 3). Das Vorhandensein aller Entwicklungsstadien in derselben Fundstelle spricht für das autochthone Vorkommen der Art und ermöglicht Rückschlüsse auf die Ökologie von *Strandesia risgoviensis*.

Strandesia risgoviensis bewohnte danach vor allem die flachen, auch von Algen und Hydrobien besiedelten Uferbereiche. Hier ist sie in der Regel die einzige Ostrakodenart und kommt in sehr großer Individuenzahl vor. Ihr gemeinsames Vorkommen mit Hydrobien kann als Hinweis auf ihre Toleranz gegenüber höheren Salzgehalten gewertet werden. Obwohl *Strandesia risgoviensis* hiermit bislang nur aus dem Ries sicher belegt ist, weist die in Sieber (1905, Fig. 16) abgebildete Umrißskizze auf ihr Vorkommen auch in der Oberen Süßwassermolasse hin.

1. Einleitung

Strandesia risgoviensis gehört mit zu den ersten bekannt gewordenen Fossilien des Nördlinger Rieses. Nach Dehm (1969) wurde sie bereits 1758 von G. A. Michel zusammen mit den Hydrobien vom Nordostrand des Rieses bei Oettingen erwähnt. Michel beschrieb seine Entdeckung als „eine Masse von Millionen kleinen, kaum eines Hirsekorn großen Muscheln und Turbiniten, welche mit dazwischen gemengtem Mergel und klarem Sand zusammenbacken. Diese Masse macht ein ganzes Stratum aus“ (Dehm 1969: 25). Die richtige Zuordnung zur Gruppe Ostracoda und ihre erste wissenschaftliche Beschreibung als *Cypris Risgoviensis* stammt von Sieber (1905). Trotz des massenhaften und gesteinsbildenden Vorkommens mußte ihre Charakterisierung aber wegen des in der Regel schlechten Erhaltungszustands unzureichend bleiben. Bereits Sieber (1905: 325) lieferte aber einen Hinweis, wie man möglicherweise besser erhaltene Exemplare gewinnen könne: „Je schöner weiß der *Cypris*-Kalk von Nördlingen ist, desto weniger Wert hat er für den Paläontologen. Die mürben und morschen Stellen sind die besten“.

Davon ausgehend, bestand der erste Ansatz der vorliegenden Untersuchung darin, Material aus solch „morschen Stellen“ des *Cypris*-Kalkes der Fundstelle bei Hainsfahrt auszuwaschen. Dabei konnten außer den massenhaft vorkommenden geschlossenen Gehäusen auch Klappen verschiedener Entwicklungsstadien gewonnen werden. Diese waren aber meistens mit einer dünnen Kalkkruste überzogen und dadurch opak. Den Hinweis auf das Vorkommen sehr gut erhaltener, transparenter Schalen verdanke ich Herrn Dipl.-Geol. Gernot Arp. Das vorliegender Neubeschreibung zugrunde liegende Material stammt ausschließlich aus der von ihm entdeckten Fundstelle, einem Straßenbauaufschluß zwischen Ehingen und Belzheim.

Die Beschreibung dieser aufgrund ihrer Größe, Häufigkeit sowie ihres gesteinsbildenden Vorkommens auffälligsten Ostrakodenart des Rieses stellt einen ersten Beitrag zur genaueren Charakterisierung der noch wenig bekannten Ostrakodenfauna des ehemaligen Riessees dar. Sie ist zugleich auch ein Beitrag zur Entflechtung der früher unter dem Artnamen der ersten beschriebenen fossilen Ostrakodenart überhaupt, *Cypris faba* Desmarest 1813, zusammengefaßten großen, glattschaligen Formen.

Dank

Für den Hinweis auf die Fundstelle mit gut erhaltenen Exemplaren sowie für Erläuterungen im Gelände danke ich Herrn Dipl.-Geol. G. Arp (Göttingen) sehr herzlich. Frau Dr. E. Pietrzeniuk (Berlin) danke ich für ihren Kommentar zur Gattungseinordnung, Herrn Dr. K. Mar-

tens (Brüssel) für seinen Hinweis auf *Strandesia sudanica* sowie für seine stete Diskussionsbereitschaft. Frau S. Leidenroth gilt mein Dank für die Anfertigung der REM-Aufnahmen und Fotoabzüge.

2. Die Fundstellen

Insgesamt wurden an drei Stellen Proben genommen: in der Sandgrube bei Megesheim, auf dem Büschelberg bei Hainsfarth und im Aufschluß ‚Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim'. Jede Probe enthielt neben geschlossenen Gehäusen auch Klappen von *Strandesia risgoviensis.* Die Exemplare der Fundstelle ‚Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim' waren am besten erhalten. In Megesheim kommen neben *Strandesia risgoviensis* noch zwei weitere Arten, *Eucypris* sp. und *Cypridopsis* sp., vor.

Eine Lageskizze und eine ausführliche Beschreibung des Aufschlußprofils der Fundstelle ‚Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim' gibt Arp (1994: 62 und Beilage 1). Danach stellt der nur kurzzeitig während des Straßenbaus im Herbst 1991 aufgeschlossene Bereich ein 90 m langes Transsekt durch verschiedene Fazieszonen des ehemaligen Seeufers dar. Im August 1992, zum Zeitpunkt der Probennahme, waren davon nur noch die von Arp (1994) als Supralitoral charakterisierten „Travertin-Hügel" zugänglich. Das bearbeitete Material stammt aus Sedimentlinsen des Travertins. Die festen, gelblichen Karbonate des Travertins enthalten ebenfalls – jedoch fest verkittet – reichlich Ostrakoden sowie Filamentstrukturen von Algen.

Abkürzungen

L = linke Klappe
R = rechte Klappe
l = maximale Klappenlänge
h = maximale Klappenhöhe
b = maximale Gehäusebreite
h_{max} = Lage der maximalen Höhe auf der Längsachse
b_{max} = Lage der maximalen Breite auf der Längsachse
h/l = Höhen/Längen-Verhältnis
A = Klappen adulter Tiere
A-1 . . . A-8 = Klappen des letzten . . . des ersten Larvenstadiums

3. Beschreibender Teil

Familie Cyprididae Baird 1845
Unterfamilie Cypricercinae McKenzie 1971

Gattung *Strandesia* Stuhlmann 1888

Strandesia risgoviensis (Sieber 1905)

*1905 *Cypris Risgoviensis* n. sp. – Sieber, S. 335, Abb. 7, Taf. 8, Fig. 23 und 24.
1910 *Cypris faba* (Desm.) var. *Risgoviensis* (Sieb.). – E. Fraas, S. 222, Taf. 67, Abb. 22.
partim 1924 *Cypris faba* Desm. – Zittel, S. 625, Abb. 1315c, non 1315a, b.
1976 *Eucypris risgoviensis* (Sieber 1905). – Wolff & Füchtbauer, S. 11.
1977 „*Cypris risgoviensis* Sieber". – Bolten, S. 170.
1979 *Amplocypris risgoviensis* (Sieber 1905). – Riding, S. 654, Fig. 11i.
1994 „*Cypris risgoviensis*" Sieber 1905. – Arp, S. 20, Taf. 1, Fig. 1,2.

Neotypus: L ♀, Orig. zu Taf. 1, Fig. 4; SMNS 62643/4.
Locus typicus: Nördlinger Ries, Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim.
Stratum typicum: Mittelmiozäner Algenkalk.
Meßwerte: 1 = 1440 µm, h = 728 µm.

Anmerkungen: Die genaue Fundstelle im Ries, aus welcher die der Beschreibung von Sieber (1905) zugrunde liegenden Stücke stammen, ist nicht bekannt. Sie wurden laut Sieber (1905: 325) einem Handstück der Sammlung des Mineralogischen Instituts in Tübingen entnommen. Da das Typusmaterial verschollen ist (vgl. Janz 1992: 3), wird ein Neotypus ausgewiesen.

Material: 18 Gehäuse, 92 adulte und 247 juvenile Klappen. Die abgebildeten und vermessenen Exemplare werden in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart unter den SMNS-Nummern 62642–62644 aufbewahrt.

Diagnose. – Eine mittelgroße (ca. 1,2 bis 1,5 mm), in Seitenansicht langgestreckte, bohnenförmige Art mit einem in Dorsalansicht ovalen Gehäuse, das vorn und hinten spitz zuläuft. Die Schalenoberfläche ist glatt; L umgreift R allseitig.

Die Randzone ist einfach mit einem marginalen Saum ausgebildet. Die mäßig breite Innenlamelle ist vorn breiter als hinten. Auf der vorderen und hinteren Innenlamelle von L verläuft eine Innenleiste, die bei R fehlt.

Bei L ♀ ist die Innenlamelle posteroventral aus dem Schalenlumen heraus aufgebogen, wodurch das Vestibulum eine breite Öffnung besitzt (Taf. 1, Fig. 5a-c).

Beschreibung

Gehäuse (Taf. 1, Fig. 1, 2). – Das Gehäuse ist in Dorsalansicht oval. Beide Enden laufen spitz zu, das Vorderende spitzer als das Hinterende. Die größte Breite liegt hinter der Mitte (b_{max} = 0,54) und ist deutlich geringer als die halbe Länge (b/l = 0,42). L umgreift R allseitig. Die Schalenoberfläche ist glatt. Sie weist einfache Porenkanäle auf, die entlang des Vorderrandes am dichtesten stehen.

Linke Klappe ♀ (Taf. 1, Fig. 3–5, Abb. 1 a, c). –

1. Der Dorsalrand ist mäßig konvex gewölbt. Die größte Höhe befindet sich nur wenig hinter der Mitte (h_{max} = 0,51–0,52) und liegt im Mittel nur knapp über der halben Länge (h/l = 0,516). Nach vorn fällt der Dorsalrand etwas weniger steil ab als nach hinten. Er geht sowohl in den Vorderrand als auch in den Hinterrand ohne Winkel über. Während der Vorderrand gleichmäßig gebogen ist, bildet der Hinterrand im unteren Drittel einen stumpfen Winkel. Die jeweils stärkste Biegung von Vorder- und Hinterrand liegt etwa auf der gleichen Höhe. Der Ventralrand ist knapp vor der Mitte schwach konkav eingebuchtet.

2. Die vordere freie Innenlamelle ist breiter als die hintere. Sie ist etwas breiter als die Verwachsungszone, maximal doppelt so breit, während die hintere gerade so breit wie die Verwachsungszone ist, allenfalls geringfügig breiter. Der Innenrand verläuft vorn in einer nahezu gleichmäßigen Biegung. Posteroventral ist er zum Teil wellig. Das hintere Vestibulum besitzt aufgrund der posteroventral aufgebogenen Innenlamelle eine sehr breite Öffnung. Ventral bildet die freie Innenlamelle nur einen sehr schmalen Streifen, der auf der halben Länge gegen die Verwachsungszone halbmondförmig erweitert ist.

3. Die Verwachsungszone wird von marginalen und submarginalen Porenkanälen durchzogen, die in der Regel unverzweigt sind und ventral etwa in Wechselfolge stehen. Anteroventral stehen sie am dichtesten. Der Ventralrand weist im Bereich der halben Schalenlänge einen Lappen (zentroventraler Lappen) auf, mit dem die linke Klappe bei geschlossenem Gehäuse die rechte umgreift. Auf der ventralen Verwach-

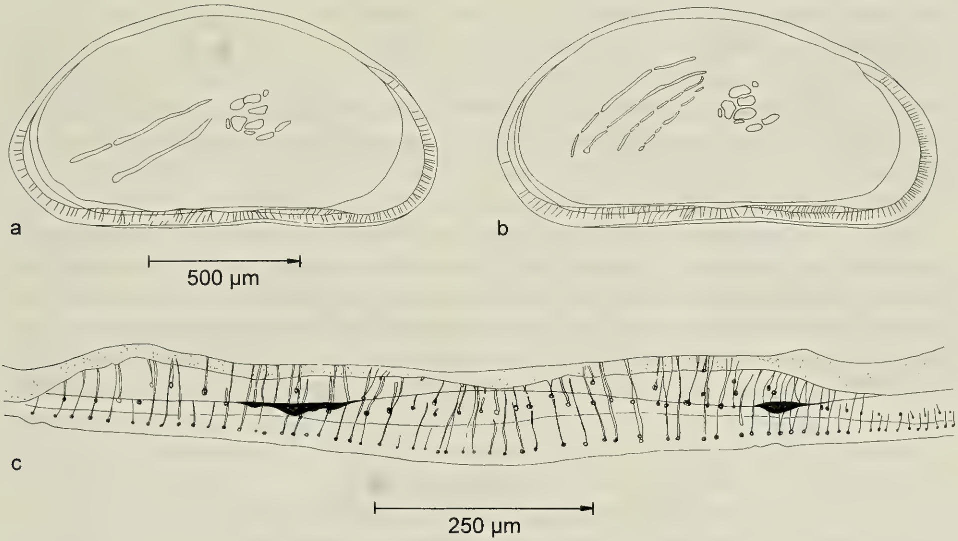


Abb. 1. *Strandesia risgoviensis*; Innenansichten linker Klappen (Betrachtung im Durchlicht). – a: L♀, b: L♂, c: Ventralrand von L♀. Nördlinger Ries, Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim. – SMNS 62642/2.

sungszone verläuft eine Innenleiste, die im Bereich des zentroventralen Lappens in Richtung Schalenlumen gebogen ist. Sie tangiert fast die hier entgegengesetzt verlaufende Verwachsungslinie. Im weiteren Verlauf, nach vorn und hinten, ist die Innenleiste an zwei Stellen zu zähnchenartigen Höckern erhöht. Der vordere Höcker befindet sich unmittelbar auf der Höhe des Übergangs von ventraler in vordere Innenlamelle, der hintere auf der Höhe des Hinterendes des zentroventralen Lappens. Die Innenleiste setzt sich auf der vorderen und hinteren Innenlamelle fort.

4. Das Schloß ist adont. Es besteht bei L aus einer sich nach innen öffnenden Rinne entlang des gesamten Dorsalrandes und eines lappenartigen Vorsprungs am Übergang vom Dorsal- in den Vorderrand.

5. Das zentrale Schließmuskelfeld liegt vor h_{max} und besteht aus 4 großen und 3 kleinen Schließmuskelnarben. 3 große Narben stehen in einer leicht gebogenen Reihe übereinander, die vierte befindet sich hinter der untersten Narbe. Die oberste Narbe ist gestreckt und in der Mitte mehr oder weniger deutlich eingeschnürt. Vor dieser sowie unter bzw. hinter den beiden unteren Narben befindet sich jeweils eine kleine Narbe. Außerhalb des zentralen Schließmuskelfeldes sind zwei deutliche mandibulare Narben vorhanden.

6. Der Ovarienabdruck ist ein einfaches von hinten-unten zur Schalenmitte verlaufendes, leicht konkaves Band, das sich unmittelbar hinter der obersten großen Schließmuskelnarbe öffnet.

Linke Klappe ♂ (Taf. 1, Fig. 6–8, Abb. 1b). – Die Unterschiede zu L ♀ betreffen das Hinterende der Schale und sind im Zusammenhang mit den mehr Raum beanspruchenden männlichen Geschlechtsorganen zu sehen.

1. Der Dorsalrand fällt nach hinten weniger steil ab als bei L ♀ und ist daher insgesamt etwas schwächer gekrümmt. h_{max} ist nicht auf einen Punkt exakt festlegbar, liegt

aber im gleichen Bereich wie bei L ♀. Der Hinterrand ist im Unterschied zu L ♀ gleichmäßig gerundet.

2. Der Innenrand verläuft posteroventral nicht wellig, sondern gleichmäßig gerundet. Die hintere Innenlamelle ist etwas schmäler als bei L ♀ und ist im Unterschied zu L ♀ posteroventral nicht aufgebogen, sondern steht mehr oder weniger senkrecht.

3.–5. entspricht L ♀.

6. Die Hodenabdrücke bestehen aus einem Bündel von 4 bandförmigen Strukturen, die steiler als die Ovarienabdrücke von hinten-unten zur Schalenmitte verlaufen. Während das unterste Band mehr oder weniger gerade verläuft, sind die darüber folgenden Bänder leicht konvex gebogen. Die Hodenabdrücke enden hinter und über der obersten großen Schließmuskelnarbe. Bei einigen Klappen sind im posterodorsalen Bereich noch weitere schwache bänderartige Abdrücke sichtbar, deren Verbindung zum posteroventralen Ende der 4 Bänder ist aber nicht erkennbar.

Rechte Klappe ♀ (Taf. 2, Fig. 1–3, Abb. 2a). – Die Unterschiede zu L ♀ sind vor allem dadurch bedingt, daß L R allseitig umgreift.

1. In der Form betrifft dies zum einen den Hinterrand, der stärker gerundet ist als bei L ♀, zum anderen den Ventralrand, der vor h_{max} stärker eingebuchtet ist als bei L ♀.

2. Die hintere freie Inmenlamelle ist posteroventral im Unterschied zu L ♀ nicht aufgebogen. Sie weist dort aber eine abrupte Verbreiterung auf, die manchmal lappenartige Gestalt besitzt. Im oberen Teil ist die hintere freie Innenlamelle sehr schmal, schmäler als die Verwachsungszone. Ihr Innenrand verläuft parallel zum Außenrand.

3. Der ventrale Außenrand verläuft gerade; der bei L ♀ vorhandene zentroventrale Lappen fehlt. Die ventrale Innenleiste ist schwach und ohne zähnchenartige Erhöhungen ausgebildet. Sie verläuft mehr oder weniger gerade in der Mitte der ventralen

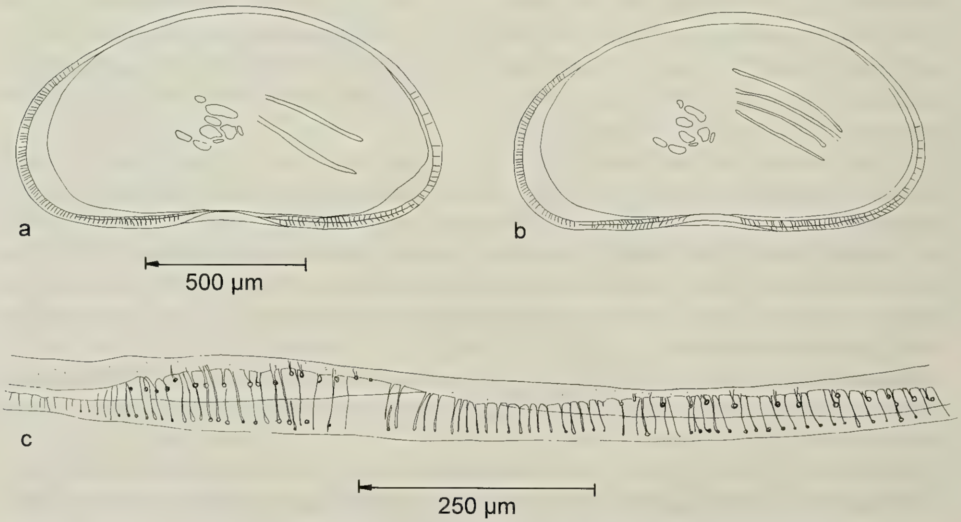


Abb. 2. *Strandesia risgoviensis*; Innenansichten rechter Klappen (Betrachtung im Durchlicht). – a: R♀, b: R♂, c: Ventralrand von R♂. Nördlinger Ries, Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim. – SMNS 62642/1.

Verwachsungszone. Im Unterschied zu L ♀ setzt sie sich nicht in der vorderen und hinteren Innenlamelle fort. R ♀ besitzt außerdem eine ventrale Außenleiste (Taf. 1, Fig. 2).

4. Das Schloß besteht, in Dorsalaufsicht betrachtet, aus einem anterodorsalen lappenartigen Vorsprung und einem posterodorsal beginnenden vorspringenden Bereich, der sich allmählich verbreitert und in den Hinterrand übergeht. Diese beiden Bereiche werden von L deutlich, der dazwischenliegende nur geringfügig übergriffen.

Rechte Klappe ♂ (Taf. 2, Fig. 4–6, Abb. 2b, c). – Unterschiede gegenüber L ♂ bestehen durch den stärker eingebuchteten Ventralrand sowie die weiteren für den Ventralrand und das Schloß von R ♀ unter 3. und 4. genannten Merkmale.

Im Unterschied zu R ♀ ist die freie Innenlamelle posteroventral nicht lappig erweitert, sondern sehr schmal ausgebildet. Ihr Innenrand verläuft parallel zum Außenrand.

Meßwerte und Larvenstadien

Insgesamt wurden 171 linke und 168 rechte Klappen vermessen (Taf. 1, Abb. 3). Mit Ausnahme des Larvenstadiums A-6 sind die durchschnittlichen Längen- und Höhenmeßwerte für R jeweils etwas niedriger als für L. Die ♂♂ sind im Mittel nur wenig kürzer und niedriger als die ♀♀.

Das h/l-Verhältnis nimmt im Laufe der Ontogenie vom ersten (A-8) zum siebenten Larvenstadium (A-2) von fast 0,6 nach 0,5 ab. Die Länge nimmt also relativ stärker zu als die Höhe. Vom achten Larvenstadium (A-1) an ist dann eine Zunahme des h/l-Verhältnisses festzustellen. Die Gonadenabdrücke auf den Klappen dieses letzten Larvenstadiums belegen, daß hier die Geschlechtsorgane bereits ausgebildet waren (Taf. 2, Abb. 10). Beim h/l-Verhältnis adulter Klappen bestehen weder zwischen R und L, noch zwichen ♀♀ und ♂♂ Unterschiede. Die Geschlechtsunterschiede sind somit metrisch nicht faßbar.

Obwohl alle Larvenstadien gefunden wurden, sind die einzelnen Stadien nicht gleichermaßen häufig. Die geringe Anzahl an Klappen der ersten Stadien (A-8 und A-7) kann mit ihrer schlechteren Erhaltungsfähigkeit und dem schwierigeren Auffinden erklärt werden. Auffällig ist aber die geringe Anzahl an Klappen der Stadien A-3 und A-2. Darin spiegelt sich möglicherweise eine kurze Existenzdauer dieser Stadien bzw. eine rasche Häutungsfolge von A-3 über A-2 nach A-1 wider, die eine schwächere Verkalkung und damit geringere Stabilität der Klappen mit sich bringt. Demgegenüber sind Klappen des Larvenstadiums A-4 sehr häufig, was auf eine längere Existenzdauer dieses Stadiums zurückzuführen sein könnte. Möglicherweise stellte es ein Überdauerungsstadium dar.

Gattungszugehörigkeit

Die Gattungszuordnung fossiler Arten der Familie Cyprididae ist sehr problematisch, da nur wenige Unterfamilien und Gattungen anhand von Schalenmerkmalen eindeutig charakterisiert sind. Die frühere Zuordnung von *S. risgoviensis* zur Gattung *Cypris* O. F. Müller 1776 ist allerdings offensichtlich unzutreffend, denn die Arten dieser Gattung, wie auch die der weiteren Gattungen der Unterfamilie Cypridinae (*Pseudocypris* Daday 1908, *Globocypris* Klie 1959 und *Ramotha* Martens

Tab. 1. Meßwerte von *Strandesia risgoviensis.*

		n	l (µm)	x̄	h (µm)	x̄	h/l	x̄
A-8:	L	3	249-265	256	145-159	153	0,582-0,612	0,598
	R	2	237/250	244	140/146	143	0,584/0,591	0,588
A-7:	L	5	311-329	320	165-183	173	0,529-0,556	0,542
	R	4	311-324	319	171-174	172	0,529-0,550	0,539
A-6:	L	10	372-412	388	193-220	204	0,513-0,540	0,526
	R	11	366-451	401	189-226	209	0,501-0,543	0,522
A-5:	L	18	461-537	497	232-287	259	0,494-0,545	0,520
	R	18	470-524	494	241-277	256	0,494-0,536	0,517
A-4:	L	29	582-716	630	284-349	320	0,487-0,535	0,508
	R	22	573-672	624	280-336	314	0,484-0,521	0,504
A-3:	L	11	767-871	816	377-435	403	0,479-0,505	0,494
	R	13	724-870	788	362-435	389	0,482-0,503	0,494
A-2:	L	6	945-1125	1045	465-570	516	0,466-0,508	0,494
	R	9	930-1035	1008	450-525	490	0,478-0,507	0,486
A-1:	L	47	1118-1290	1209	555-668	617	0,493-0,529	0,510
	R	39	1065-1200	1127	525-600	565	0,480-0,523	0,501
A ♀♀:	L	25	1320-1530	1425	675-780	736	0,495-0,540	0,516
	R	26	1230-1500	1365	615-765	706	0,497-0,532	0,517
A ♂♂:	L	17	1305-1485	1397	683-765	721	0,492-0,533	0,516
	R	24	1227-1463	1337	615-750	688	0,491-0,529	0,515

1992), besitzen sehr breite, ventral abgeflachte, in Seitenansicht annähernd dreieckige Gehäuse mit einem bei beiden Klappen weit nach innen verlagerten vorderen Saum.

Auch in der Unterfamilie Eucypridinae findet sich keine Gattung, deren Arten in der Form mit *S. risgoviensis* übereinstimmen. Bei den Arten der Gattung *Eucypris* Vavra 1891 ist der Dorsalrand meist gewinkelt und h_{max} kleiner 0,5. Zudem ist die vordere Innenlamelle in der Regel sehr breit. Bei *Tonnacypris* Diebel & Pietrzeniuk 1975, die eine schmälere Innenlamelle aufweist, befindet sich h_{max} ebenfalls vor der Mitte, und weder R noch L besitzen eine Innenleiste. Die Zuordnung zu der nur fossil vorkommenden Gattung *Amplocypris* Zalanyi 1944 ist wegen des Verlaufs von Dorsal- und Hinterrand sowie der breiten Innenlamelle ausgeschlossen. Eine sehr gute Übereinstimmung in der Form besteht dagegen mit der ebenfalls nur durch fossile Funde bekannten Gattung *Moenocypris* Triebel 1959. Bevor transparente Klappen von *S. risgoviensis* zur Verfügung standen, schien die Zugehörigkeit zu dieser Gattung sehr wahrscheinlich (Janz 1992: 70). Es zeigte sich aber, daß zwei von Triebel (1959: 3) hervorgehobene wesentliche Gattungsmerkmale, nämlich der inselartig isolierte rundliche Fleck auf dem Ventralrand von L sowie die aufgerollten Hoden, fehlen.

In der Form mit *S. risgoviensis* zum Teil gut übereinstimmende Arten findet man auch in den Gattungen der Unterfamilie Herpetocypridinae. Die Schalen der Arten dieser Unterfamilie weisen allerdings auf der Außenlamelle zwischen den normalen Poren zahlreiche kleinere, punktförmige Strukturen auf, die bei *S. risgoviensis* fehlen.

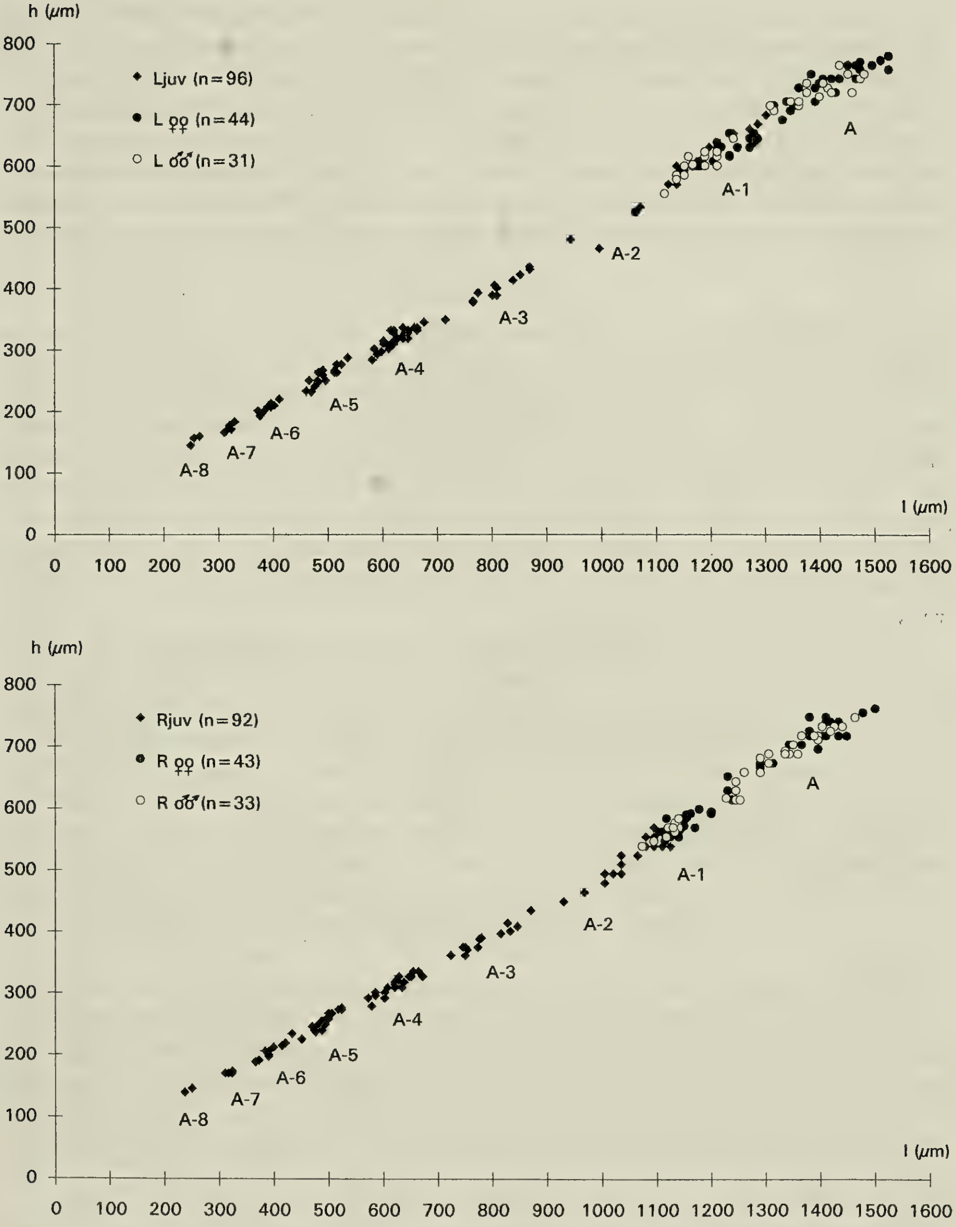


Abb. 3. *Strandesia risgoviensis*; h/l-Diagramme linker (oben) und rechter (unten) Klappen. Nördlinger Ries. Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim. – SMNS 62644/1–24.

Dieses Merkmal, das schon Müller (1912: 156) in seinem Bestimmungsschlüssel aufführt, wird auch von Triebel (1953: 7) als gutes Merkmal hervorgehoben. Aber auch aufgrund von Merkmalen der Schaleninnenseite kommen die Gattungen dieser Unterfamilie nicht in Betracht. Beispielsweise besitzen die Arten der Gattung *Herpetocypris* Brady & Norman 1889 deutliche Innenleisten, wovon die vordere Innenleiste von L blattförmig verbreitert ist; die Gattung *Stenocypris* Sars 1889 ist durch den Besitz von Radialsepten und die Gattung *Psychrodromus* Danielopol & McKenzie 1977 durch ihre sehr breiten Innenlamellen deutlich unterschieden.

Die beste Übereinstimmung in Form, Schalenoberfläche und Innenlamellen-Verhältnissen weisen schließlich einige Arten der Gattung *Strandesia* Stuhlmann 1888 der Unterfamilie Cypricercinae auf. Obwohl auch diese Gattung schalenmorphologisch nicht charakterisiert ist und ihr eine Fülle äußerlich sehr verschiedener Formen zugerechnet werden, halte ich die Zuordnung zu *Strandesia* s.l. für derzeit die beste.

Beziehungen

Die Gattung *Strandesia* s. l. umfaßt derzeit ca. 90 rezente und 2 fossile Arten (Broodbakker 1983, Stchepinsky 1960, Carbonnel et al. 1985). *Strandesia spinosa* Stchepinsky 1960, die in oligozänen Ablagerungen des Elsaß sowie im oligozänen Melanienton in Hessen (Carbonnel & Ritzkowski 1969) gefunden wurde, ist durch ihre geringere Größe (1,14 mm), ihre gedrungene Gestalt (h/l ca. 0,6) sowie das Vorhandensein eines Dorns im zentrodorsalen Bereich von R deutlich von *S. risgoviensis* unterschieden. Auch die zweite fossile *Strandesia*-Art, *Strandesia* sp. 459, aus oligozänen Ablagerungen der Unteren Süßwassermolasse, ist durch ihre Größe (0,9 mm) und das Vorhandensein eines posterocaudalen Fortsatzes von R zweifelsfrei von *S. risgoviensis* unterschieden.

In der Übersicht über die rezenten Arten von Broodbakker (1983: Appendix) sind alle Arten mit Angaben zur Carapax-Form, zur Größe und zum Vorkommen von Männchen aufgelistet. Danach stimmt nur eine Art, *Strandesia botosaneanui* Broodbakker 1983, in diesen Vergleichskriterien mit *S. risgoviensis* überein. Allerdings ist diese Art etwas flacher, und da die Innenlamelle nur in ihren Konturen wiedergegeben ist (Broodbakker hatte nur Exemplare mit entkalkten Gehäusen zur Verfügung), kann ein genauerer Vergleich nicht vorgenommen werden. Dieser Art sehr nahe stehen zwei weitere von Broodbakker (1983) beschriebene Arten, *Strandesia longula* und *Strandesia cavernicola*, von denen ausschließlich Weibchen gefunden wurden. Erstere ist außerdem etwas größer, letztere deutlich kleiner als *S. risgoviensis*.

Eine noch kleinere (0,84–0,86 mm), in der Form diesen ähnliche Art ist *Strandesia sudanica* Sywula 1970. Ihre Klappen sind in Innenansicht bei Martens (1989) abgebildet. Als Gemeinsamkeit mit *S. risgoviensis* können die relative Breite der verkalkten vorderen Innenlamelle zur hinteren Innenlamelle sowie das Vorhandensein einer Innenleiste bei L und ihr Fehlen bei R angeführt werden. Demgegenüber ist *S. sudanica* aber durch ihre geringere Größe und vor allem ihre in Frontalansicht schräge Klappenanordnung, R überlappt L dorsal, deutlich unterschieden.

4. Ökologie und Stratigraphie

Nach Hartmann (1989: 893) sind die Arten der Gattung *Strandesia* heute circumtropisch-subtropisch verbreitet mit nördlichen Vorposten in Reisfeldern Südeuropas. Sie kommen in Süß- und Brackwasser vor.

Von den drei *S. risgoviensis* morphologisch nahestehenden rezenten Arten, die ausschließlich aus der Karibik bekannt sind, ist *S. longula* am weitesten verbreitet. Sie wurde in Quellen, Tümpeln und im Interstitial von Fließgewässern gefunden. Sie tritt vorwiegend im Süßwasser auf, toleriert aber auch Salzgehalte bis zu 3500 mg/l

(Broodbakker 1984). *S. botosaneanui* und *S. cavernicola* wurden in Höhlentümpeln gefunden. Die beiden Fundstellen von *S. sudanica,* die in der Sahara endemisch ist, waren ein kleines perennierendes Fließgewässer, wo sie vermutlich im Totwasserbereich oder im Interstitial lebt, und ein permanentes stehendes Gewässer (Martens 1989).

Diese Angaben weisen zwar auf ein breites ökologisches Spektrum der Arten der Gattung *Strandesia* hin, ihre geographische Verbreitung in wärmeren Klimaten, das Auftreten dieser rezenten Vergleichsarten in Quelltümpeln sowie das Tolerieren höherer Salzgehalte bieten aber Anknüpfungspunkte für die Interpretation des Vorkommens von *S. risgoviensis* in den Riessee-Ablagerungen.

S. risgoviensis kommt vor allem in den marginalen Karbonaten des Rieses vor. Sie stellt eine wichtige biogene Komponente der „Riessee-Biofazies“ nach Bolten (1977) bzw. der „Travertin“- und „Bioherm-Fazies“ nach Arp (1994) dar. Ihr Vorkommen ist meist mit dem Auftreten von Algen und Hydrobien verbunden. Da sie in der im Rahmen der Forschungsbohrung 1973 untersuchten Beckenfazies nicht gefunden wurde (Malz in Dehm et al. 1977), ist sie als Bewohner der flachen, von Algen besiedelten Uferzone zu bezeichnen. Wahrscheinlich stellten die Algen ihre Hauptnahrung dar. Daß hier ihre optimalen Lebensbedingungen gegeben waren und sie hier autochthon fossil wurde, belegen ihr massenhaftes, gesteinsbildendes Vorkommen sowie das Vorhandensein aller Larvenstadien. Ihr Vorkommen in den „Travertin“-Hügeln, deren Genese unterschiedlich interpretiert wird (Wolff & Füchtbauer 1976, Bolten 1977, Arp 1994), könnte auf ihren Bezug zu Quellbiotopen hinweisen, und ihr gemeinsames Vorkommen mit Hydrobien ist ein Hinweis auf ihre Toleranz gegenüber höheren Salzgehalten. Sowohl in der Bioherm- als auch „Travertin“-Fazies ist sie die einzige Ostrakodenart. In biohermbegleitenden Karbonatsanden der Fundstelle Megesheim wurde sie erstmals auch zusammen mit anderen Ostrakodenarten, einer *Eucypris* sp. und einer *Cypridopsis* sp., gefunden (eig. Beob.). Schließlich belegt ihr Vorkommen in den geschichteten Tonmergeln eines Baugrubenaufschlusses in Wemding (Bolten et al. 1976), daß sie trotz ihrer deutlichen Präferenzen auch eine gewisse ökologische Plastizität besaß.

Die Angaben zur stratigraphischen Verbreitung von *S. risgoviensis* sind aufgrund ihrer bisher unzureichenden Charakterisierung sowie der generell meist schlechten Erhaltung großwüchsiger Süßwasserostrakoden sehr mangelhaft. Sieber (1905) nennt außer dem Ries zwei weitere Fundstellen dieser Art im Miozän Süddeutschlands, Unteressendorf bei Waldsee (OSM) und das Randecker Maar. Beim Fund von Unteressendorf ist es aufgrund der Größenangabe sowie einer Umrißzeichnung (Sieber 1905: 346, Fig. 16.3) sehr wahrscheinlich, daß es sich um *S. risgoviensis* handelt. Vom Randecker Maar werden zwei unterschiedlich große Arten beschrieben, . . . „eine große *Cypris* (1,6 mm lang), eine kleinere *Cypris*, welche mit der *Cypris* des Ries große Ähnlichkeit hat, . . .“ (Sieber 1905: 325). Da Abbildungen und das Originalmaterial fehlen, ist eine Beurteilung dieser Funde nicht möglich. Diese Angaben lassen aber den Schluß zu, daß es sich bei *S. risgoviensis* um keine endemische Art des Riessees handelt.

5. Literatur

Arp, G. (1994): Algenflora und Fazies der miozänen Karbonate am Nordrand des Kratersees im Nördlinger Ries (Süddeutschland). Gebiet Ehingen-Belzheim-Breitenlohe, Hainsfarth. – Diplomarb. Univ. Erlangen-Nürnberg, 196 S., 30 Taf., 11 Abb., 2 Tab., 1 Kt.; Erlangen-Nürnberg. – [Mskr.]

Bolten, R. H. (1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiozänen Kratersees im Nördlinger Ries. – Diss. Univ. München, 228+XXI S., 6 Taf., 22 Abb., 3 Tab. – [Mskr.]

Bolten, R., Gall, H. & Jung, W. (1976): Die obermiozäne (sarmatische) Fossil-Lagerstätte Wemding im Nördlinger Ries (Bayern). Ein Beitrag zur Charakterisierung des Riessee-Biotops. – Geol. Bl. NO-Bayern, **26**/2: 75–94, 2 Abb.; Erlangen.

Broodbakker, N. W. (1983): The genus *Strandesia* and other Cypricercini (Crustacea, Ostracoda) in the West Indies. Part I. Taxonomy. – Bijdragen tot de Dierkunde, **53**/2: 327–368, 14 Abb., 1 Tab., 1 Anhang; Amsterdam.

– (1984): The genus *Strandesia* and other Cypricercini (Crustacea, Ostracoda) in the West Indies. Part II. Carapace length, ecology and distribution of two *Strandesia* species. – Bijdragen tot de Dierkunde, **54**/1: 1–14, 1 Abb., 4 Tab., 2 Anh.; Amsterdam.

Carbonnel, G. & Ritzkowski, S. (1969): Ostracodes lacustres de l'Oligocène (Melanienton) de la Hesse – (Allemagne). – Archives des Sciences, **22**/1: 55–82, 5 Taf., 4 Abb., 2 Tab.; Genève.

Carbonnel, G., Weidmann, M. & Berger, J.-P. (1985): Les ostracodes lacustres et saumâtres de la Molasse de Suisse occidentale. – Revue de Paléobiologie, **4**/2: 215–251, 8 Taf., 2 Abb., 13 Tab.; Genève.

Dehm, R. (1969): Geschichte der Riesforschung. – Geologica Bavarica, **61**: 25–35; München.

Dehm, R., Gall, H., Höfling, R., Jung, W. & Malz, H. (1977): Die Tier- und Pflanzenreste aus den obermiozänen Riessee-Ablagerungen in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. – Geologica Bavarica, **75**: 91–109, 1 Tab., 1 Beil.; München.

Fraas, E. (1910): Der Petrefaktensammler. Ein Leitfaden zum Sammeln und Bestimmen der Versteinerungen Deutschlands. 276 S., 72 Taf., 139 Abb.; Stuttgart (K. G. Lutz).

Hartmann, G. (1989): Ostracoda. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Bd. Arthropoda, 1. Abt. Crustacea. 2. Buch, IV. Teil, 5. Lfg. S. 787–1067, 59 Abb., 8 Taf.; Jena (G. Fischer).

Janz, H. (1992): Die miozänen Süßwasserostrakoden des Steinheimer Beckens (Schwäbische Alb, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **183**: 1–117, 18 Taf., 20 Abb., 18 Tab.; Stuttgart.

Martens, K. (1989): Redescription and taxonomical position of *Strandesia sudanica* Sywula, 1970 (Crustacea, Ostracoda). – Bull. Soc. Naturalistes luxemb., **89**: 211–220, 4 Abb.; Luxembourg.

Müller, G. W. (1912): Crustacea. Ostracoda. Das Tierreich. 31. Lfg. 434 S., 92 Abb.; Berlin (R. Friedländer).

Riding, R. (1979): Origin and diagenesis of lacustrine algal bioherms at the margin of the Ries crater, Upper Miocene, southern Germany. – Sedimentology, **26**: 645–680, 41 Abb.; Oxford.

Sieber, E. (1905): Fossile Süßwasser-Ostrakoden aus Württemberg. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, **61**: 321–346, 2 Taf., 16 Abb.; Stuttgart.

Stchepinsky, A. (1960): Étude des ostracodes du Sannoisien de l'Alsace. – Bull. Serv. Carte géol. Alsace Lorraine., **13**/1: 11–33, 3 Taf., 1 Tab.; Strasbourg.

Triebel, E. (1953): Genotypus und Schalenmerkmale der Ostracoden-Gattung *Stenocypris*. – Senckenbergiana, **34**/1–3: 5–14, 2 Taf.; Frankfurt a. M.

– (1959): *Moenocypris* n. g. (Crust., Ostr.). – Senck. leth., **40**/1–2: 1–17, 4 Taf.; Frankfurt a. M.

Wolff, M. & Füchtbauer, H. (1976): Die karbonatische Randfazies der tertiären Süßwasserseen des Nördlinger Ries und des Steinheimer Beckens. – Geol. Jb., D, **14**: 3–53, 3 Taf., 7 Abb.; Hannover.

Zittel, K. A. v. (1924): Grundzüge der Paläontologie. (Paläozoologie). I. Abteilung: Invertebrata, 6. Aufl. 733 S., 1468 Abb.; München & Berlin (R. Oldenbourg).

Anschrift des Verfassers:
Dr. Horst Janz, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D–70191 Stuttgart.

Tafel 1

Strandesia risgoviensis (Sieber)

Fig. 1. G (1418), Dorsalansicht, ca. x40. – SMNS 62643/1.

Fig. 2. G (1343), Ventralansicht, ca. x40.– SMNS 62643/2.

Fig. 3. L♀ (1500, 765), Außenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/3.

Fig. 4. L♀ (1440, 728), Neotypus, Innenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/4.

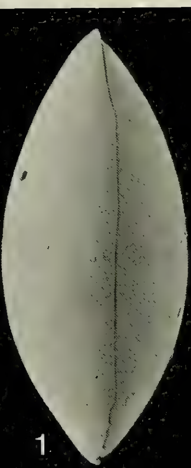
Fig. 5. L♀ (1335, 675), a: Innenansicht, schräg-dorsal, ca. x40;
b: Dorsalansicht, ca. x40;
c: Hinterende, Ausschnitt von 5b, ca. x140. – SMNS 62643/5.

Fig. 6. L♂ (1455, 728), Außenansicht, ca x40. – SMNS 62643/6.

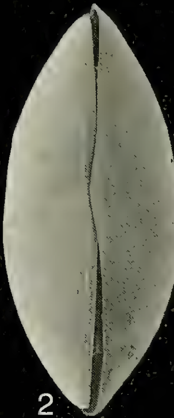
Fig. 7. L♂ (1350, 705), Innenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/7.

Fig. 8. L♂ (1478, 750), a: Innenansicht, schräg-dorsal, ca. x40;
b: Dorsalansicht, ca. x40. – SMNS 62643/8.

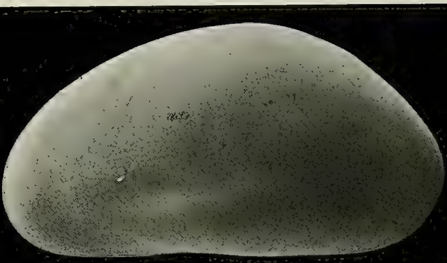
Anmerkungen zu den Tafeln:
L = linke, R = rechte Klappe, G = Gehäuse; in Klammern sind jeweils Länge und Höhe in µm angegeben.
Alle Stücke: Mittelmiozän, Nördlinger Ries, Straßeneinschnitt Ehingen-Belzheim.



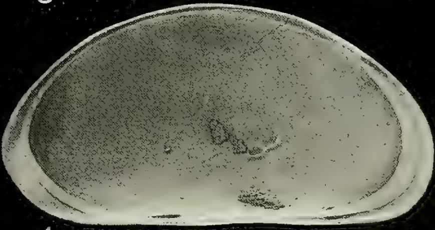
1



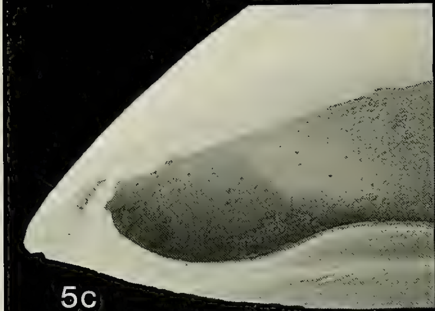
2



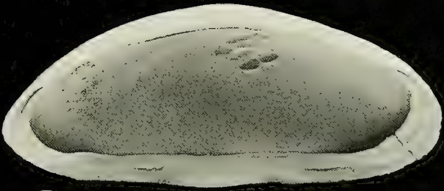
3



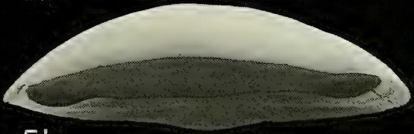
4



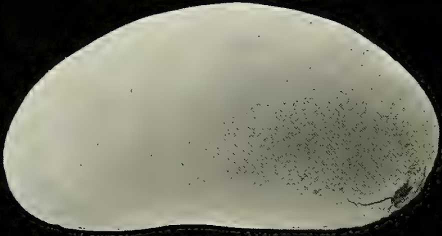
5c



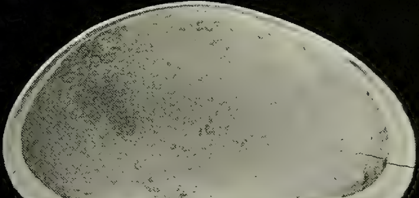
5a



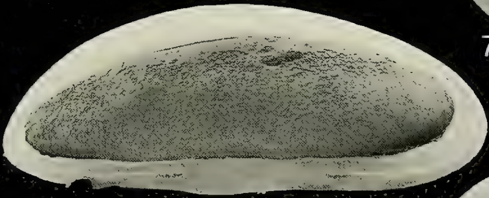
5b



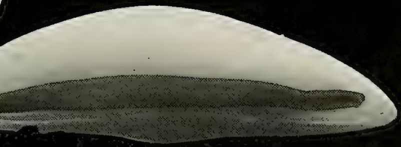
6



7



8a

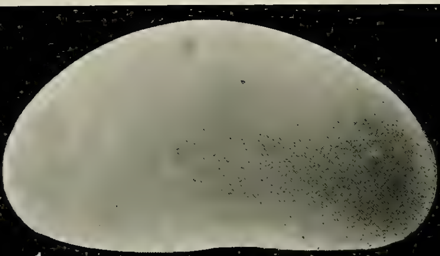


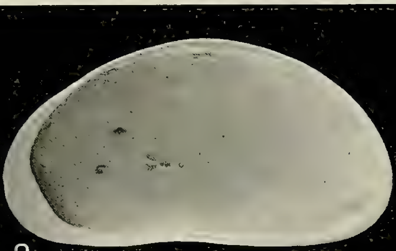
8b

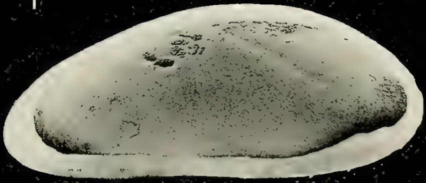
Tafel 2

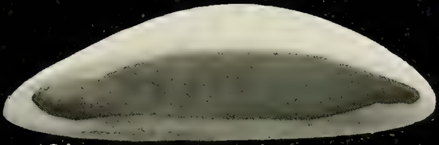
Strandesia risgoviensis (Sieber)

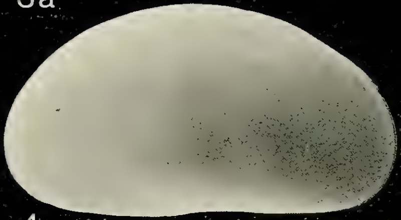
Fig. 1. R♀ (1425, 750), Außenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/9.
Fig. 2. R♀ (1283, 660), Innenansicht ca. x40. – SMNS 62643/10.
Fig. 3. R♀ (1410, 735), a: Innenansicht, schräg-dorsal, ca. x40;
b: Dorsalansicht, ca. x40. – SMNS 62643/11.
Fig. 4. R♂ (1290, 675), Außenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/12.
Fig. 5. R♂ (1260, 653), Innenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/13.
Fig. 6. R♂ (1253, 615), a: Innenansicht, schräg-dorsal, ca. x40;
b: Dorsalansicht ca. x40. – SMNS 62643/14.
Fig. 7. L♀ A-1 (1177, 600), Innenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/15.
Fig. 8. R♀ A-1 (1148, 593), Innenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/16.
Fig. 9. L♂ A-1 (1140, 585), Innenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/17.
Fig. 10. R♂ A-1 (1140, 585), Innenansicht, ca. x40. – SMNS 62643/18.
Fig. 11. L A-4 (646, 328), Innenansicht, ca. x65. – SMNS 62643/19.
Fig. 12. R A-4 (672, 330), Innenansicht, ca. x65. – SMNS 62643/20.

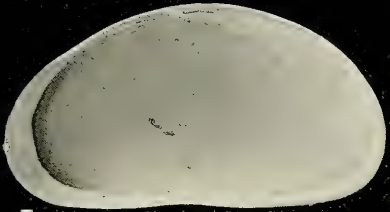

1

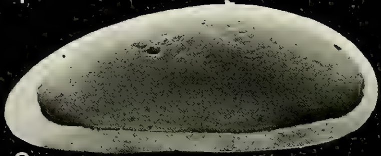

2

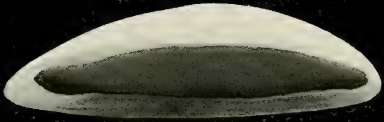

3a

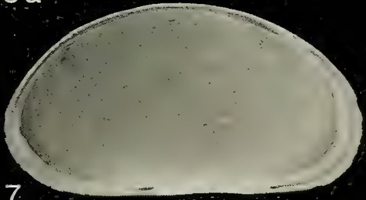

3b

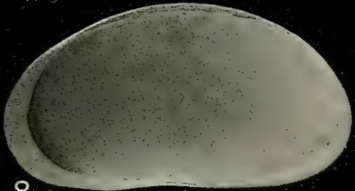

4

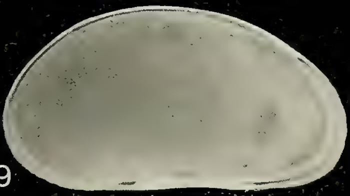

5

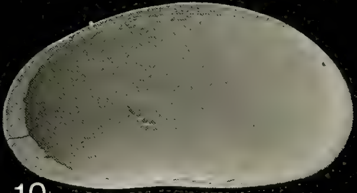

6a

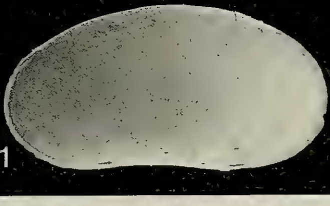

6b

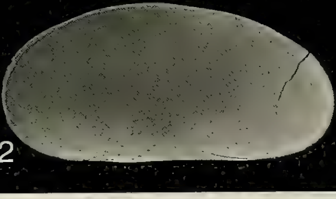

7


8


9


10


11


12

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 234	43 S., 6 Taf., 3 Abb., 10 Tab.	Stuttgart, 15. 11. 1995

Pleistozäne Säugetierfaunen von Genkingen bei Reutlingen (Baden-Württemberg)

Pleistocene mammal faunas from Genkingen near Reutlingen (Baden-Württemberg)

Von Reinhard Ziegler, Stuttgart

Mit 6 Tafeln, 3 Abbildungen, 10 Tabellen

Abstract

The mammal faunas of the karstic fissure fillings Genkingen 2 and 3 are presented. From Genkingen 3 there are only remains of *Ursus* cf. *spelaeus* and perhaps some of *U. arctos* as well as one find of *Cervus elaphus*. These findings date between the Holsteinian and the Würmian. Genkingen 2 mainly consists in micromammals and some remains of large mammals. This taphocoenosis originated in the Riss/Würm-Interglacial or in an Intra-Riss-Intergacial.

Zusammenfassung

Die Säugetierfaunen aus den Karstspaltenfüllungen Genkingen 2 und 3 werden vorgestellt. Von Genkingen 3 gibt es nur Reste von *Ursus* cf. *spelaeus* und vielleicht von *U. arctos* sowie einen Fund von *Cervus elaphus*. Diese Funde sind zwischen Holstein und Würm zu datieren. Genkingen 2 besteht überwiegend aus Kleinsäugern und einigen Resten von Großsäugern. Diese Taphocoenose ist in der Riß/Würm-Warmzeit oder in einer Intra-Riß-Warmzeit entstanden.

Inhalt

1. Einleitung . . . 2
2. Systematischer Teil . . . 4
   Erinaceidae Bonaparte 1838 . . . 4
   Soricidae Gray 1821 . . . 4
   Talpidae Gray 1821 . . . 8
   Mustelidae Swainson 1835 . . . 9
   Ursidae Gray 1825 . . . 10
   Rhinocerotidae Owen 1845 . . . 12
   Cervidae Gray 1821 . . . 12
   Zapodidae Coues 1875 . . . 14
   Myoxidae Gray 1821 . . . 14
   Cricetidae Rochebrune 1883 . . . 15

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

Arvicolidae Gray 1821 16
Muridae Gray 1821 21
Leporidae Gray 1821 23
3. Diskussion und Ergebnisse 23
Zusammensetzung und Taphonomie der Faunen 23
Zur Ökologie der nachgewiesenen Arten und klimaökologische Interpretation der Faunen 25
Biostratigraphische Einordnung der Faunen 27
4. Literatur 28

1. Einleitung

Schwäbischer und Fränkischer Jura sind reich an fossilführenden Spaltenfüllungen. Auf der Schwäbischen Alb finden wir eine Häufung in der Ulmer Region, wo in den Steinbrüchen von Ehrenstein und Herrlingen auch heute noch fossilführende Spalten angeschnitten werden. Diese sind ausnahmslos tertiären Alters. Viele Höhlen der Schwäbischen Alb lieferten Säugetierfaunen aus dem letzten Glazial. Außerordentlich selten sind dort pleistozäne Spalten- bzw. Hohlraumfüllungen, die älter als Würm sind. Hierzu zählen: der Vogelherd im Lonetal mit *E. antiquus* aus der Höhlensohle (letztes Interglazial, Lehmann 1954), die Höhlenruine Erkenbrechtsweiler (Riß/Würm-Warmzeit, Koenigswald & Schmidt-Kittler 1972 bzw. Intra-Riß-Warmzeit, Koenigswald 1983), das Heppenloch (Holstein-Interglazial, Adam 1975), die Bärenhöhle bei Erpfingen mit altpleistozäner Fauna (Heller 1958) und einer ältestpleistozänen Faunula vom Höhleneingang (Lehmann 1953, 1957), außerdem eine Schlotfüllung östlich von Wurmlingen bei Tuttlingen mit Resten von *Alces latifrons* (Mosbachium, Schlosser 1928).

Die Fundstellen. – Der Steinbruch des Schotterwerkes Herrmann liegt ca. 1 km nordöstlich von Genkingen an der Straße nach Gönningen–Reutlingen. Der dort abgebaute Weißjura-Massenkalk ist von zahlreichen Spalten durchzogen, die mit rötlichem und braunem, teils bohnerzführendem Spaltenlehm gefüllt sind. Mehrjährige wiederholte Suche nach Wirbeltierresten war erfolglos. Im Herbst 1988 konnte Fam. Schölzhorn, Calw, aus einer Spalte Lehm und Sinterreste von der Spaltenwand mit zahlreichen Fledermausresten bergen. Sie wurden vom Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) erworben. Die daraus gewonnene Fauna besteht fast ausschließlich aus pliozänen Fledermäusen. Sie wird unter der Fundstellenbezeichnung Genkingen 1 geführt und ist nicht Gegenstand dieses Beitrages.

Ebenfalls auf der obersten Abbauterrasse, die 5–6 m unter der Geländeoberkante liegt, fanden die Mitglieder der Höhlenforschergruppe Kirchheim A. Lehmkuhl (SMNS), Ch. Bock (Gomaringen) und Ch. und H. Jantschke (Kusterdingen) nördlich und nordwestlich von Genkingen 1 bei mehreren Begehungen im Juli und September 1994 zwei weitere fossilführende Spalten, die die Bezeichnungen Genkingen 2 und 3 erhielten. Die Koordinaten der drei Fundstellen lauten:

	r	h	Höhe (m ü. NN.), Geländeoberkante
Genkingen 1	3515320	5364180	810
Genkingen 2	3515220	5364340	820
Genkingen 3	3515320	5364290	815

Genkingen 3 lieferte ausschließlich Großsäugerreste, die von den oben genannten Findern 0,3–4 m unter Geländeoberkante geborgen wurden. Die größeren Funde und einen Teil der Kleinsäuger von Genkingen 2 fanden sie 2–3 m unter Gelände-

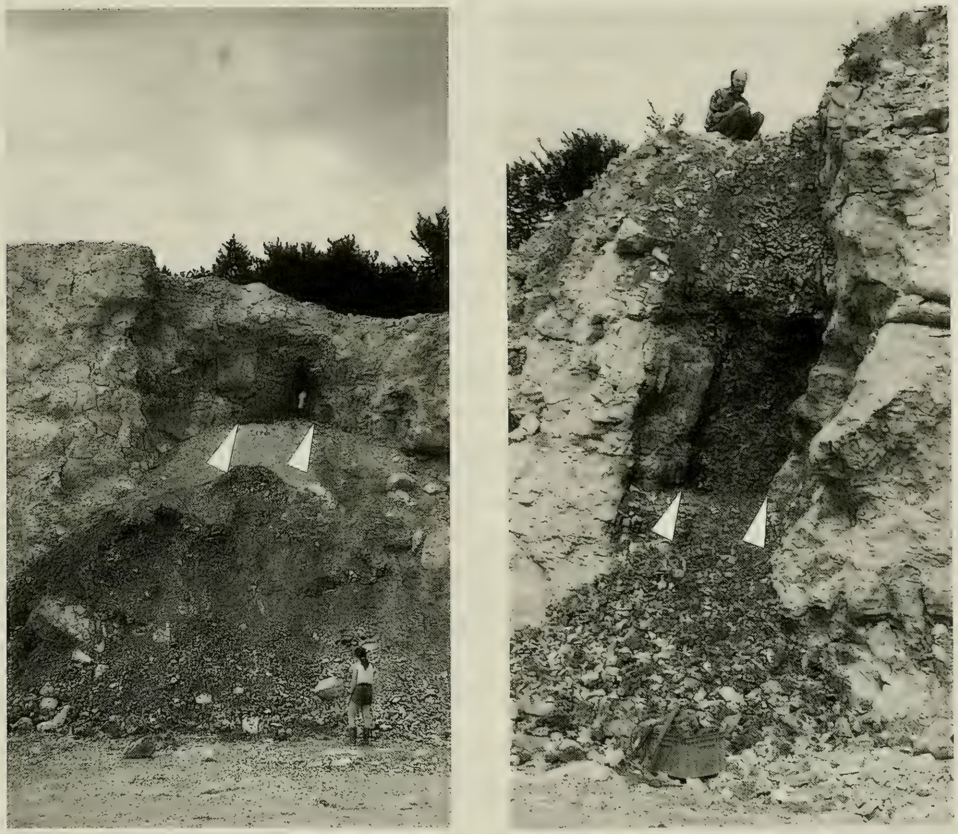


Abb. 1. a. Genkingen 2, Spaltenfüllung im oberen Drittel, Aufnahme A. LEHMKUHL, Juli 1994. – b. Genkingen 3, Aufnahme A. LEHMKUHL, September 1994.

oberkante. Mit TH. RATHGEBER (SMNS) konnten im August 1994 aus diesem Bereich noch ca. 100 kg Schlämmaterial geborgen werden, das den Großteil der Kleinsäuger lieferte.

Ziel. – Auf der Grundlage der detaillierten Bearbeitung der Säugerreste und durch Vergleich mit rezenten Arten und fossilen Faunen soll geklärt werden, wann und unter welchen klimatischen Bedingungen die Taphocoenosen entstanden sind.

Alle Funde werden am SMNS unter den Inventarnummern 33527–33567 aufbewahrt. Im Materialnachweis wird nur Genkingen 3 mit *Ursus* und *Cervus* als Fundstelle ausdrücklich erwähnt. Alle übrigen Funde sind von Genkingen 2.

Dank

Mein besonderer Dank gilt CH. BOCK, CH. und H. JANTSCHKE und A. LEHMKUHL für die Überlassung der Funde. Die Betriebsleitung des Schotterwerkes HERRMANN ermöglichte die Bergung des Fundmaterials. TH. RATHGEBER und A. LEHMKUHL bereiteten die Funde zur Bearbeitung vor und erläuterten mir die Fundumstände vor Ort. TH. RATHGEBER verdanke ich wichtige Hinweise auf Literatur und zu anderen Fundstellen. Frau S. LEIDENROTH fertigte die REM-Aufnahmen an und war mir bei den übrigen Aufnahmen behilflich. Herr Dr. G.

Bloos übernahm die kritische Durchsicht des Manuskripts und die redaktionelle Betreuung der Arbeit. Allen gilt mein herzlicher Dank.

2. Systematischer Teil

Insectivora Bowdich 1821
Erinaceidae Bonaparte 1838

Gattung *Erinaceus* Linné 1758

Erinaceus europaeus Linné 1758

Material und Maß:
SMNS 33527 M_2-Trigonid dext. B 3,42

Der einzige Igelrest ist ein Bruchstück eines M_2. Er gehört zu *Erinaceus europaeus*, der in pleistozänen Faunen nur selten, und wenn, recht spärlich gefunden wird. Die ältesten Funde dieser Art in Süddeutschland stammen aus der altpleistozänen Fauna von Schernfeld bei Eichstätt (Dehm 1962). Die Abgrenzung gegen *Erinaceus praeglacialis* Brunner, mit dem in alt- bis mittelpleistozänen Faunen auch zu rechnen ist, gelingt nur bei entsprechender Erhaltung. In Baden-Württemberg setzt die Dokumentation erst spät ein. *E. europaeus* lebte hier in Warmzeiten, z. B. Biedermann (Eem), wie in gemäßigten Phasen der Kaltzeiten, z. B. Villa Seckendorff (Frühwürm) und Spitzbubenhöhle (Spätwürm, Koenigswald 1984, 1985).

Soricidae Gray 1821

Gattung *Sorex* Linné 1758

Sorex minutus Linné 1766

Material (Maße siehe Tab. 1, Abb. 2):
SMNS 33528 16 Unterkiefer mit Zähnen, 35 Einzelzähne.

Die Zwergspitzmaus ist die kleinste Spitzmaus in der vorliegenden Fauna. Sie ist eine sehr alte und offensichtlich sehr konservative Art, die es in Europa seit dem

Tab. 1. *Sorex minutus*, statistische Werte der Zähne.

Maß	R	m	s	V	n
LM_1–M_3	2,81–3,08	3,00	–	–	3
$H_{Coronoid}$		3,30			1
LIinf.	2,44–2,66	2,55	–	–	2
LP_4		0,80			1
BP_4		0,53		1	
LM_1	1,11–1,31	1,23±0,05	0,0679	5,54	12
BM_1	0,63–0,77	0,67±0,02	0,0356	5,29	14
LM_2	1,08–1,20	1,13±0,02	0,0322	2,86	16
BM_2	0,60–0,66	0,64±0,01	0,0142	2,22	16
LM_3	0,87–0,95	0,90±0,03	0,0325	3,61	8
BM_3	0,51–0,55	0,53±0,01	0,0141	2,68	8
LP^4	1,18–1,21	1,19	–	–	2
BP^4	1,08–1,11	1,10	–	–	2
LM^1	0,97–1,23	1,13±0,05	0,0730	6,45	13
BM^1	1,10–1,39	1,21±0,05	0,0804	6,62	13
LM^2	1,03–1,15	1,08	–	–	3
BM^2	1,15–1,35	1,22	–	–	3

späten Ruscinium (MN 15) gibt (Reumer 1984). Die ältesten Funde in Süddeutschland sind von Schernfeld und Petersbuch 1 bei Eichstätt (Dehm 1962, Koenigswald 1970). In Baden-Württemberg gibt es Nachweise in der Fauna von Husarenhof 4 bei Bietigheim (Koenigswald 1973b), von Erkenbrechtsweiler (Koenigswald & Schmidt-Kittler 1970), von der Villa Seckendorff in Stuttgart Bad Cannstatt (Koenigswald 1985) und aus den Deckschichten von Steinheim a. d. Murr (Böttcher 1991). *Sorex minutus* ist zwar spärlicher, aber fast regelmäßiger Bestandteil von Kleinsäugerfaunen. Er ist allein schon nach der Größe vom nächst größeren *S. araneus* und vom kleineren *S. minutissimus* zu unterscheiden. Bei *S. minutus* ist keinerlei intraspezifische Entwicklung erkennbar. Die in Abb. 2 dargestellten Vergleichsmaße zeigen, daß zwischen den Stichproben von Genkingen 2, Steinheim (Prallhangsediment, Bloos 1991) und von Husarenhof 4 keine nennswerten Unterschiede bestehen.

Sorex araneus Linné 1758

Material (Maße siehe Tab. 2+3, Abb. 2):
SMNS 33529–33533
117 Unterkiefer-, 13 Oberkieferbruchstücke mit Zähnen, 755 Einzelzähne.

Sorex araneus ist in allen jungpleistozänen Kleinsäugerfaunen vertreten. Hier steht er mit fast einem Drittel Anteil an der Gesamtfauna zahlenmäßig an erster Stelle.

Die Zahnspitzen sind rot gefärbt, im Unterkiefer zwei A inf. und ein dreispitziger I inf. Das For. mentale liegt stets unter dem Trigonid des M_1. Die Zugehörigkeit zur *araneus*-Gruppe der Gattung *Sorex* steht außer Zweifel. Bei der Bestimmung mitteleuropäischer Waldspitzmausreste ist an die Alpenspitzmaus, *S. alpinus*, und an die Schabrackenspitzmaus, *S. coronatus*, zu denken. *S. alpinus* hat einen zweispitzigen A_1 und eine deutlich geringere Coronoidhöhe (vgl. Spitzenberger 1990, Tab. 81). Bei *S. coronatus* ist das Corpus mandibulae robuster, der Proc. coronoideus mehr rostrad geneigt und der Condylus höher und schlanker als bei *S. araneus* (siehe

Tab. 2. *Sorex araneus*, statistische Werte der Zähne.

Maß	R	m	s	V	n
LM_1–M_3	3,71–4,02	3,91±0,04	0,0800	2,05	18
$H_{Coronoid}$	4,47–4,93	4,71	–	–	4
LIinf.	3,43–4,27	3,85±0,08	0,1982	5,16	25
LP_4	1,15–1,42	1,24±0,02	0,0626	5,03	50
BP_4	0,73–0,93	0,83±0,01	0,0409	4,96	50
LM_1	1,46–1,77	1,61±0,01	0,0622	3,87	185
BM_1	0,80–1,03	0,90±0,01	0,0397	4,42	185
LM_2	1,31–1,61	1,43±0,01	0,0540	3,76	180
BM_2	0,76–0,93	0,83±0,01	0,0409	4,91	180
LM_3	1,03–1,29	1,12±0,01	0,0435	3,88	70
BM_3	0,61–0,75	0,67±0,01	0,0267	4,01	70
LP^4	1,41–1,71	1,58±0,01	0,0608	3,86	74
BP^4	1,20–1,59	1,43±0,02	0,0792	5,54	74
LM^1	1,32–1,60	1,48±0,01	0,0538	3,62	111
BM^1	1,33–1,84	1,52±0,01	0,0639	4,19	111
LM^2	1,21–1,44	1,31±0,01	0,0448	3,42	96
BM^2	1,36–1,83	1,52±0,01	0,0669	4,40	96
LM^3		0,74			1
BM^3		1,24			1

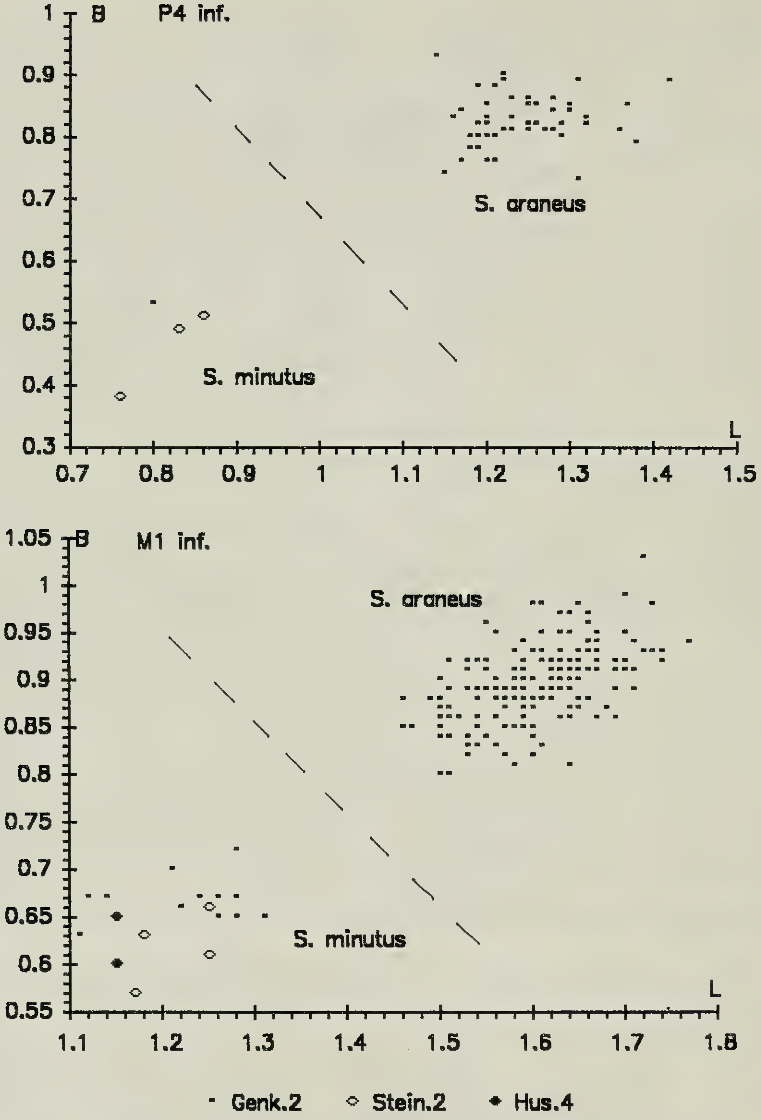


Abb. 2a. *Sorex araneus* und *Sorex minutus*, Längen-Breiten-Diagramme der P_4 und M_1. Fundorte: Genkingen 2, Steinheim 2 (Deckschichten), Husarenhof 4 (Werte aus Koenigswald 1973).

Hausser 1990, Abb. 94–96). Nach allen überprüfbaren Merkmalen kommt für die vorliegenden Funde nur *S. araneus* in Frage. In den Maßen der Zähne passen sie gut zu *S. araneus* verschiedener jungpleistozäner Fundstellen. In der Länge der Molarreihe, des I inf. und in der Coronoidhöhe bestehen keine nennenswerten Unterschiede zum rezenten *S. araneus* (vgl. Hausser et al. 1990, Tab. 67). Die Veränderungen der Coronoidhöhe im Laufe der Zeit zeigen keinen Trend, sie oszilliert eher. Im Eem von Taubach liegt der Wert bei 4,7, in Steinheim (Prallhangsediment, Eem/Würm) bei 4,47. Im frühen Würm (Villa Seckendorff) erreicht dieser Wert ein

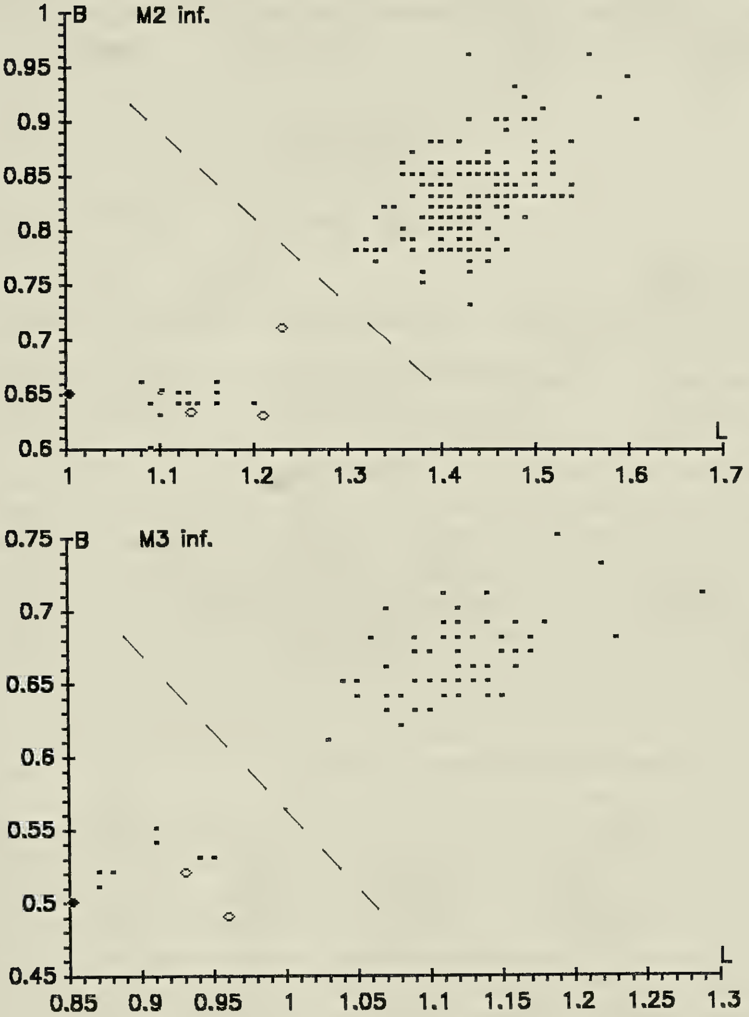


Abb. 2b. *Sorex araneus* und *Sorex minutus*, Längen-Breiten-Diagramme der M_2 und M_3.

Tab. 3. *Sorex araneus*, Coronoidhöhen der Unterkiefer im Vergleich.

Lokalität	R	m	n
Genkingen 2	4,47–4,93	4,71	4
Steinheim 2	4,34–4,61	4,47	7
Villa Seckendorf[1]	4,76–5,04	4,87	3
Kleine Scheuer[1]	4,40–4,64	4,53	20
Diethfurt[1]	4,48–5,00	4,76	22
Taubach[2]	4,50–4,80	4,70	4
Burgtonna-Löß[3]		4,70	1
rezent[4]	4,55–4,80	4,66	24

---

[1] Werte aus Koenigswald 1985: 3

[2] Werte aus Heinrich & Janossy 1977: 403

[3] Werte aus Heinrich & Janossy 1978: 234

[4] Werte aus Hausser et al. 1990: 242

Maximum, im Spätglazial fällt er wieder (siehe Tab. 3). Die Maße der Kiefer sind stratigraphisch nicht verwertbar.

Talpidae Gray 1821

Gattung *Talpa* Linné 1758

Talpa europaea Linné 1758

Material (Maße siehe Tab. 4, 5):
SMNS 33534–33539
2 Unterkieferbruchstücke mit Zähnen, 110 Einzelzähne, 43 Humeri, zahlreiche andere postcraniale Knochen(bruchstücke).

Talpa europaea ist regelmäßiger Bestandteil pleistozäner Kleinsäugerfaunen. Die ältesten Nachweise bei uns stammen aus der altpleistozänen Fauna von Erpfingen (Heller 1958, dort *T. praeglacialis*).

Die vorliegenden Maulwurfreste repräsentieren eine homogene Stichprobe von *Talpa europaea*. Wären zwei *Talpa*-Arten vorhanden, wie dies in präeemzeitlichen Faunen üblich ist, so müßten sie in einer Fauna dieses Umfangs nachweisbar sein.

Die Mittelwerte der Diaphysenbreite des Humerus sind etwas kleiner als bei anderen jungpleistozänen Stichproben dieser Art (siehe Tab. 5, vgl. Koenigswald 1985, Abb. 1). Am besten stimmen die Werte mit jenen von Petersbuch 1 (Mittelpleistozän) und mit denen rezenter Funde überein.

Tab. 4. *Talpa europaea*, statistische Werte der Zähne.

Maß	R	m	s	V	n
LP_4	1,31–1,56	1,45±0,05	0,0793	5,48	13
BP_4	0,56–0,69	0,66±0,02	0,0368	5,59	13
LM_1	2,13–2,45	2,30±0,05	0,0921	4,00	19
BM_1	1,12–1,42	1,25±0,04	0,0754	6,05	19
LM_2	2,59–2,68	2,64±0,05	0,0351	1,33	5
BM_2	1,23–1,34	1,29±0,06	0,0466	3,62	5
LM_3	2,05–1,33	2,19±0,05	0,0776	3,55	11
BM_3	0,97–1,16	1,09±0,04	0,0643	5,90	12
LP^4	1,76–1,99	1,87±0,04	0,0828	4,42	17
BP^4	0,88–1,12	0,99±0,04	0,0686	6,94	15
LM^1	2,86–3,23	2,99±0,20	0,1438	4,81	5
BM^1	1,72–1,81	1,75±0,08	0,0427	2,44	4
LM^2	2,08–2,29	2,19±0,16	0,0868	3,96	4
BM^2	2,05–2,38	2,25±0,19	0,1332	5,93	5
LM^3	1,35–1,67	1,49±0,07	0,1039	7,00	12
BM^3	1,82–2,16	2,02±0,08	0,1161	5,74	11

Tab. 5. *Talpa europaea*, statistische Werte der Humeri.

Maß	R	m	s	V	n
Größte Länge	14,8–15,9	15,25	–	–	4
Diaphysenbreite	3,5– 4,1	3,83±0,04	0,1717	4,48	43
Epiphysenbreite	7,7– 9,3	8,42±0,13	0,3863	4,59	43

Carnivora Bowdich 1821
Mustelidae Swainson 1835

Gattung *Mustela* Linné 1758

Mustela nivalis ssp.
Taf. 1, Fig. 1–2

Material und Maße:
SMNS 33540.1–5

1. Mand. sin. mit M_1-M_2 H unter M_1 lingual 2,4	M_1 3,18x1,07	M_2 0,63x0,61
2. Mand. sin. mit P_4-M_1 H unter M_1 lingual 2,3	P_4 – x0,87	M_1 ca. 3,35x1,12
3. Mand. dext. mit P_4-M_1 H unter M_1 lingual 2,15	P_4 1,74x0,82	M_1 3,28x1,09
4. Mand. dext. mit M_1-M_2 H unter M_1 lingual 2,75	M_1 ca. 3,9x1,15	M_2 1,28x0,93
5. M_1-Fragm. sin. -x1,14		

Die Wieselreste stammen von mindestens drei Individuen (3 M_1 sin.). Am Unterkiefer reicht die Fossa masseterica bis unter den Hinterrand des M_1. Unter dem Protoconid des M_1 kann eine seichte Delle ausgebildet sein, die Innenseite des Corpus mandibulae ist glatt. Es ist erhaltungsbedingt nur das hintere For. mentale unter der Vorderwurzel des P_4 überliefert. Nr. 4 gehört zu einem starken Männchen mit einem aberranten M_2. Diese Merkmale und die geringe Größe sichern die Zugehörigkeit der Genkinger Funde zum Zwergwiesel, einer kleinen Unterart von *Mustela nivalis. M. praenivalis* Kormos, eine altpleistozäne Form, die Heller (1958: 33 ff.) in der Erpfinger Fauna nachwies, ist etwas größer und weicht auch morphologisch von den vorliegenden Stücken ab. *M. nivalis pusilla* Heller, eine jungpleistozäne Form aus der Jungfernhöhle/Franken (Heller 1960: 6 f.) paßt zwar metrisch zu den Exemplaren von Genkingen 2, zeigt aber morphologische Anklänge an *M. praenivalis* und kommt daher nicht in Frage. Für fossile wie für rezente Zwergwiesel war der heute ungültige Name *M. nivalis minuta* Pomel gebräuchlich, z. B. für die kleine Form von Erpfingen (Heller 1958: 35 f.). Der Subspeziesname *minuta*, ursprünglich Artname, ist nach Frank (1985: 222) und Reichstein (1993: 600) ein Synonym von *M. nivalis vulgaris*, da der aus Frankreich beschriebene Typus das *vulgaris* kennzeichnende Pigmentierungsmuster zeigt. Es soll sich dabei um eine Minusvariante handeln. *M. nivalis vulgaris* ist aber der Name für mittelgroße Mauswiesel im gemäßigten Klimabereich Europas und für die vorliegende Form sicher nicht zutreffend. Frank (1985: 221) hält bei den kleinen Wieseln den nicht adaptiven Pigmentierungstyp und die Umfärbung in ein Winterkleid für taxonomisch relevant, nicht dagegen die von den jeweiligen Umweltbedingungen abhängige Körpergröße. In Umkehrung der Bergmann'schen Regel sind die Wiesel im Norden ihres Verbreitungsgebietes am kleinsten, im Süden am größten. Frank loc. cit. führt die nordskandinavischen Zwergwiesel und alle nordischen Wiesel der Holarktis unter dem Subspeziesnamen *M. nivalis nivalis.* Für mitteleuropäische Wiesel steht nur der Name *M. nivalis vulgaris* zur Verfügung. Frank l. c. gibt keine Auskunft, wie die mitteleuropäischen Zwergwiesel zu benennen sind. Sie können nicht alle Minusvarianten von *vulgaris* sein. Es ist auch problematisch, rezente Subspeziesnamen auf pleistozäne Formen anzuwenden. Viele heutige Subspezies sind erst im Postglazial entstanden. Ich sehe daher von einer Subspeziesbenennung des Genkinger Zwergwiesels ab, interpretiere die geringe Größe aber als nordischen Einfluß. Wäre *M. nivalis* hier ein typisch interglaziales Element, sollte sie mindestens *vulgaris*-Größe haben und schwer von *M. erminea* zu unterscheiden sein.

Ursidae Gray 1825

Gattung *Ursus* Linné 1758

Ursus cf. *spelaeus* Rosenmüller & Heinroth ?und *U. arctos* Linné 1758

Taf. 1, Fig. 3–8

Material und Maße (Genkingen 3):
SMNS 33566.1–25

1. I_1 sin. 8,0x5,8
2. Cd 7,0x4,8
3. Cd 8,5x5,4
4. Cd 5,5x5,6
5. D_4 sin. 11,5x5,4
6. D_4 dext. 13,0x6,4
7. P_4 dext. -x9,8
8. M_1 sin. -x12,2x12,2x-
9. M_1 dext. B_v=10,5
10. M_1 dext. -x11,8x13,8
11. M_2 sin. -x19,3x16,0x-
12. M_2 sin. 29,0x15,4x16,2x17,7
13. M_2 dext. 28,8x15,2x13,8x16,0
    ($LxB_vxB_mxB_h$)
14. M_2 dext. 28,4x15,2x14,2x16,8
15. M_2 dext. 30,0x17,5x15,4x17,7
16. M_2 dext. B_h 19,8
17. M_3 sin. 24,2x17,0x14,3
18. M_3 dext. keine Maße
19. $I^{1/2}$ dext. 12,0x10,6
20. C sup. sin., keine Maße
21. M^1 sin. 27,4x19,1x20,2
22. M^2 dext. 44,5x21,5x21,0
23. M^2 dext. ca.45xca.20x19,2
24. Phalanx 2 Bp 16,3 KD 11,8
25. Vertebra cervicalis, Corpus

Außerdem viele Knochenbruchstücke

Fast alle Funde aus der Spalte von Genkingen 3 sind vom Bären. Nur ein Knochen ist vom Edelhirsch. Im folgenden werden die Bärenreste kurz charakterisiert und die Artbestimmung begründet.

I_1 und $I^{1/2}$. – Größer als bei *U. arctos* von Taubach. Metrisch kommen *U. deningeri* und *U. spelaeus* in Frage (vgl. Kurtén 1977: 363; Schütt 1968: 17, 18).

P_4. – Mesiolinguales Viertel abgebrochen, daher nicht zu beurteilen, ob ein Paraconid vorhanden war. Metaconid klein, auf Protoconidrückwand zwei kleine Pusteln. Breite größer als bei *arctos* von Taubach (vgl. Kurtén 1977, Tab. 3). *U. arctos* morphometrisch auszuschließen. Es kommen *U. deningeri* oder primitiver *U. spelaeus* in Frage.

M_1. – 1x Trigonid abgebrochen, 1x Talonid ganz, 1x teilweise abgebrochen. Paraconid deutlich abgegliedert, vor Metaconid Sekundärhöckerchen. Entoconid und Hypoconid einfach, Hypoconulid angedeutet. Bruchstücke passen metrisch zu *deningeri, arctos* und *spelaeus*. Sie sind nicht näher bestimmbar.

M_2. – Metrisch werden weder die Minima noch die Maxima vom Höhlenbären (Rode 1935, Tab. 36) noch von *deningeri* (Schütt 1968, Tab. 9) erreicht. Kennzeichnend für *spelaeus* ist die stärkere Einschnürung in der Zahnmitte gegenüber *deningeri* und *arctos*. Der prozentuale Anteil an der Länge (B_m in % von L) liegt hier zwischen 47,9 und 55,9 %, die Talonidbreite (B_h) in % der Länge zwischen 57,1 und 61 %. Diese Spannen gibt es auch bei *deningeri* und *arctos*. Mittelwertsvergleiche sind bei geringen Fundzahlen nicht aussagekräftig. Insgesamt ist aber zumindest festzustellen, daß die Zähne besser zu *U. spelaeus* als zu *U. deningeri* oder zum Braunbären passen.

M_3. – Paßt metrisch zu allen drei Arten (vgl. SCHÜTT 1968, Tab. 10; KURTÉN 1977, Tab. 3). Als Einzelstück ist er grundsätzlich nicht näher bestimmbar und nur unter Annahme der Homogenität der Stichprobe zuzuordnen.

M^1. – Paracon größer als Metacon, Parastyl und Metastyl deutlich, dadurch *arctos* auszuschließen. Beim typischen *spelaeus* können diese Höckerchen noch markanter sein. Liegt metrisch im oberen Variationsbereich von *arctos* und paßt gut zu den beiden anderen Arten. Hier $B_h > B_v$. Dies ist bei *spelaeus* selten, bei *deningeri* dagegen häufig (vgl. KURTÉN 1977, Tab. 3; SCHÜTT 1968: 30–31). M^1 paßt zu primitivem *spelaeus* oder *deningeri*.

M^2. – Beide länger und schlanker als bei *arctos* (vgl. KURTÉN 1977, Tab. 3). 1x labial beschädigt, bei intaktem Stück mesiolabiales Cingulum. Talon noch relativ kurz. M^2 als *deningeri* oder *spelaeus* bestimmbar.

Milchzähne. – Bei den drei Milchcanini sind die Spitzen leicht angeschliffen, die Wurzeln bei einem angebrochen. Die beiden anderen zeigen ein Resorptionsstadium an wie es KOBY (1952, Fig. 16 rechts) abbildet. Die beiden D_4 sind ebenfalls kaum angekaut und haben offene, sehr zarte Wurzeln. Anhand der Milchzähne sind die in Frage kommenden Bärenarten nicht zu unterscheiden. Sie können nur zugeordnet werden.

Unter mehreren Knochenbruchstücken und einem Corpus vom 6. Halswirbel vom Bären gibt es eine Phalanx 2 mit beschädigtem Distalgelenk. Ohne Kenntnis der Strahlzugehörigkeit, die nicht näher bestimmbar ist, sind Maßangaben wenig aufschlußreich. Der unmittelbare Vergleich zeigt aber, daß es Phalangen 2 dieser Größe und Proportion bei allen drei möglichen Bärenarten gibt. Die innerartliche Variabilität verschleiert hier eventuelle Artunterschiede.

Die Bestimmung der Bärenreste ist außerordentlich problematisch, weil die diagnostisch wichtigen Zähne entweder ganz fehlen (P^4) oder beschädigt sind (P_4) und weil insgesamt zu wenig Funde überliefert sind. Man kann auch nicht davon ausgehen, daß alle Reste einer Bärenart angehören. Nach dem Alter der Fauna ist mit dem Braunbär und dem Höhlenbär zu rechnen. Beide können in einer Fauna gemeinsam vorkommen, z. B. Heppenloch. Es genügt also nicht, einige charakteristische Zähne zu bestimmen und den Rest zuzuordnen. Der Braunbär ist zwar nicht nachweisbar. Er könnte aber in einem Teil der weniger charakteristischen Stücke repräsentiert sein. Unter den übrigen Zähnen werden nie die Maxima des letztglazialen Höhlenbären erreicht. Einige Zähne passen ebenso gut zu *U. deningeri*. Die Stichprobe ist im Kontinuum *deningeri* – *spelaeus* näher bei *spelaeus* anzusiedeln. Die Bestimmung lautet daher *Ursus* cf. *spelaeus*. Daß zusätzlich *U. arctos* vorkommt, ist zwar nicht auszuschließen, aber eher unwahrscheinlich.

Die beiden verschieden großen D_4 mit offenen Wurzeln sind von zwei Bären, die im ersten Vierteljahr starben. Die beiden Milchcanini mit den resorbierten Wurzeln stammen von mindestens einem Bär, der etwa einjährig verstarb (vgl. DITTRICH 1961). Die Zahl von vier adulten Bären beruht auf vier rechten M_2, wovon drei keine Abkauungsspuren zeigen und einer mittelgradig abgerieben ist.

Perissodactyla Owen 1848
Rhinocerotidae Owen 1845

Gattung *Stephanorhinus* Kretzoi 1942

Stephanorhinus kirchbergensis (Jäger 1839)

Taf. 2, Fig. 1

Material und Maße:

SMNS 33541.1–7

1. $D_{3/4}$ dext. 48,0x18,5xca.30,0 (labial in Sediment)
2. $D_{3/4}$ sin.-Fragmente
3. D^1 sin. 24,0x-x21,8 ($LxBxH_{labial}$)
4. D^1 dext. 24,0x20,8x20,2
5. D^2 sin.-Fragment
6. mehrere D sup.-Fragmente
7. Petrosum + mehrere Knochenbruchstücke von Jungtier(en)

Die Milchzähne und deren Bruchstücke sowie das Petrosum und die Bruchstücke der postcranialen Knochen stammen wahrscheinlich alle von einem einzigen Nashornkalb. Die glatte Schmelzoberfläche und das Fehlen von Kronenzement, auch bei höherkronigen Bruchstücken, sichern die Zugehörigkeit zum Waldnashorn.

Die Zähne passen metrisch zu den entsprechenden von *S. kirchbergensis* von Taubach (vgl. Kahlke 1977a: 309). Die D^1 passen metrisch aber auch zu *S. hemitoechus* (vgl. Guerin 1980: 650). Die Zähne des Steppennashorns haben aber einen rauheren Schmelz.

Das Petrosum zeigt die Merkmale eines Nashornpetrosums, wie der unmittelbare Vergleich zeigt, und wird dieser Art zugeordnet.

Artiodactyla Owen 1848
Cervidae Gray 1821

Gattung *Cervus* Linné 1758

Cervus elaphus Linné 1758

Material und Maße (Genkingen 3):

SMNS 33567 Os tarsale secundum et tertium (T II+III) dext.
Tiefe ca. 35 Größte Breite 20,5 Höhe 14,1

Der einzige Fund eines Cerviden von Genkingen 3 ist der Tarsalknochen. Aufgrund der Höhe kommt nur ein Cervide in Frage. Nach der Größe stammt das Fundstück von einem starken Rothirsch.

Gattung *Capreolus* Frisch 1775

Capreolus capreolus (Linné 1758)

Taf. 2, Fig. 2–9

Material und Maße:

SMNS 33542.1–14, 16–29, 31–35, 38–43, 47–48

1. D_2 sin. 7,0x4,5
2. D_3 sin. 11,0x5,7
3. D_4 sin. 15,5x8,6
4. P_4 sin. 10,7x8,7
5. M_1 dext. 12,8x9,3
6. M_3 sin. 17,2x8,0
7. D^3 dext. 12,0x9,8
8. D^4 sin. 11,0x11,0
9. P^4 dext. 9,5x10,0
10. $M^{1/2}$ sin. 11,8x12,8
11. $M^{1/2}$ sin. 12,0x13,3
12. $M^{1/2}$ sin. 12,0x12,9
13. $M^{1/2}$ dext. 11,4x13,0
14. $M^{1/2}$ dext. 11,3x12,2

16. Humerus dist. dext. Breite distal 33,0 Breite der Trochlea 31,0

17.–20. 2 Ossa carpi ulnare sin., 1 Os carpi intermedium sin., 1 Os carpi accessorium sin.
21. Os carpale II+III dext. GB 14,7
22. Os carpale II+III dext. GB 13,9
23. Os carpale IV (Hamatum) sin. GB ca. 10

Astragalus	GLl	GLm	Tl	Bd
sin. 24.	35,0	33,0	20,0	23,7
25.	34,0	33,5	19,2	21,8
26.	33,0	31,0	–	–
dext. 27.	34,8	33,8	20,1	23,4
28.	33,3	31,0	18,3	20,0
29.	32,0	29,8	17,2	19,0

31. Calcaneus sin., Tuber -, juvenil
32. Calcaneus dext., Tuber -, subadult, GB 21,2
33. Calcaneus dext., GB 21,1
34. Centroquartale sin., GB 26,6
35. Centroquartale dext., GB 25,5

Phalanx 1	GLpe	Bp	KD	Bd
post. 38.	49,5	13,3	10,2	12,9
post. 39.	50,0	13,4	9,7	12,7
40.	44,7	12,7	8,6	11,2
41.	45,0	13,0	8,8	11,1
post. 42.	47	13,2	10,0	11,8
43.	-	12,8	-	-
Phalanx 2	GL	Bp	KD	Bd
post. 47.	35,5	13,0	8,1	9,0
ant. 48.	28,8	11,8	7,7	8,7

+ viele nicht vermeßbare Knochenbruchstücke, Patellae, andere Sesambeine, Fußwurzelknochen und Seitenstrahlphalangen

Unter den Großsäugern ist das Reh zahlenmäßig am stärksten vertreten. Auch unter den nicht verwertbaren Knochenbruchstücken sind viele vom Reh. Die Milchzähne stammen von mindestens einem Rehkitz.

Die pleistozänen Rehe sind größer als die postglazialen aus dem gleichen Gebiet. Auch die vorliegenden Reste zeigen deutlich größere Maße als die entsprechenden aus den neolithischen Siedlungen Seeberg Burgäschisee-Süd (JÉQUIER 1963: 103 ff.) und Riekofen/Ldkr. Regensburg (BUSCH 1985: 49 ff.). Im Laufe des Holozäns gab es bei den Rehen eine weitere Größenminderung (BOESSNECK 1956). Die rezenten sind wiederum kleiner als die neolithischen und mittelalterlichen.

Innerhalb des Pleistozäns ist in der Größe mitteleuropäischer Rehe kein Trend erkennbar. Die alt- bis mittelpleistozänen Formen werden im allgemeinen als *Capreolus suessenbornensis* (= *C. capreolus priscus*) bestimmt, das sich vom jungpleistozänen *C. capreolus* in erster Linie in der Geweihform unterscheidet. Die Rehe von Süßenborn erreichen bei einigen Zähnen und den Astragali höhere Maximalwerte, die Phalangen 1 post. sind aber gleich groß (vgl. KAHLKE 1969: 607). Die als *C. capreolus priscus* bestimmten Rehe vom Heppenloch und von Steinheim (ADAM 1975, 1977) sind ungefähr so groß wie die vorliegenden. *C. capreolus* aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf und Taubach in Thüringen ist in den Zahnmaßen etwa so groß wie das Genkinger Reh, die Astragali sind in W.-Ehringsdorf aber etwas kleiner (vgl. KAHLKE 1975: 229 ff., 1977: 220 ff.). Angesichts der kleinen Fundzahlen sind die Größenunterschiede ohne Belang.

In Ermangelung von Geweihresten ist das Reh von Genkingen 2 nur in Kenntnis des jungpleistozänen Alters der Fauna als *Capreolus capreolus* bestimmbar, da es im jüngeren Pleistozän *C. suessenbornensis* nicht mehr gibt. KURTÉN (1968: 166 f.) erkennt *C. suessenbornensis* nicht als eigenständige Art an. Er nennt alle pleistozänen Rehe *C. capreolus.*

Rodentia BOWDICH 1821

Zapodidae COUES 1875

Gattung *Sicista* GRAY 1827

Sicista betulina (PALLAS 1778) vel *subtilis* (PALLAS 1773)

Taf. 3, Fig. 1–2

Material und Maße:
SMNS 33543.1–2 1. M^2 dext. 1,02x1,05 2. M^2 dext. >0,94x1,00

Bei Nr. 1 reicht der Mesoloph bis zum Zahnrand, bei Nr. 2 ist er infolge Ausdünnung oder Abschliff kaum erkennbar. Beide Zähne haben die für die Waldbirkenmaus (*S. betulina*) charakteristischen akzessorischen Grate. In den Zahnmaßen liegen beide aber voll im Cluster der größeren Steppenbirkenmaus (*S. subtilis*) (vgl. PUCEK 1982, Abb. 162). JANOSSY (1953: 341) meint, daß die Zusatzgrate kein sicheres Unterscheidungsmerkmal darstellen. Oft werden pleistozäne Reste der Birkenmaus als *Sicista* ex gr. *betulina-subtilis* oder als *Sicista* sp. bestimmt (HEINRICH 1978, 1981; KOENIGSWALD 1985), da eine sichere Artbestimmung nicht möglich ist. Nach der Zusammensetzung der Fauna wären hier beide Arten denkbar. Es gab Biotope für Steppen- wie für Waldbirkenmaus.

Myoxidae GRAY 1821

Gattung *Muscardinus* KAUP 1829

Muscardinus avellanarius (LINNÉ 1758)

Taf. 3, Fig. 3–5

Material und Maße:
SMNS 33544
B1 M_2 sin. 1,43x1,27
D1 M_3 dext. 1,18x1,23
G1 M^3 sin. 1,04x1,22
H1 M^3 dext. 1,09x1,22
E1 M^1 sin. 1,78x1,27
F1 M^2 sin. 1,31x1,27

Alle Zähne passen morphologisch und metrisch zur rezenten Haselmaus (vgl. STORCH 1978, Tab. 51). Die pleistozänen *Muscardinus*-Funde gehören fast ausnahmslos zur rezenten Art. DEHM (1962: 46 f.) erwähnt *Muscardinus* n. sp. von Schernfeld bei Eichstätt, eine Art, die in den Zahnproportionen von der heutigen abweicht. *Muscardinus* sp. ist in der Sackdillinger Höhle durch ein Schädelbruchstück mit P^4 belegt. Er scheint der rezenten Haselmaus ziemlich nahe zu stehen (HELLER 1930: 282, dort *Myoxus* sp.). In Baden-Württemberg sind pleistozäne

Haselmausfunde recht spärlich. KOENIGSWALD & SCHMIDT-KITTLER (1972: 146) wiesen das bei uns bislang älteste Vorkommen in der Eem-interglazialen Fauna von Erkenbrechtsweiler nach. Funde aus der Spitzbubenhöhle bei Heidenheim und aus der Burghöhle Dietfurt (KOENIGSWALD 1975–77, 1984) bezeugen die Präsenz der Haselmaus im Spätglazial.

Cricetidae ROCHEBRUNE 1883

Gattung *Cricetus* LESKE 1779

Cricetus major WOLDŘICH 1880 und *Cricetus cricetus* (LINNÉ 1758)

Taf. 4, Fig. 1–7

Material (Maße siehe Tab. 6 und Abb. 3):
SMNS 33545 *Cr. major* 43 Einzelzähne, z. T. fragmentär und auf Kieferbruchstücken
SMNS 33546 *Cr. cricetus* E11 M_3 sin. 2,95x2,40 E12 M_3 sin. 2,85x2,28 D12 M_3 dext. 2,83x -

Fast alle Zähne passen schon aufgrund der Größe ausschließlich zu *Cr. major*, dem Riesenhamster (vgl. FAHLBUSCH 1976, Abb. 1). Die M_3 zeigen auch die charakteristischen Sekundärgrate. Nur die drei oben aufgelisteten kleineren M_3 haben keine akzessorischen Grate und liegen metrisch genau zwischen dem rezenten *Cr. cricetus* und *Cr. major* aus dem Mittelpleistozän von Petersbuch 1. Sie gehören wohl zum normalen Hamster.

Riesenhamster sind bei uns erstmals im Altpleistozän, in der Fauna von Erpfingen, nachgewiesen. HELLER (1958: 42 f.) bezieht die Funde auf *Cr. cricetus runtonensis* NEWTON, der nach FAHLBUSCH (1976: 79) ein jüngeres Synonym von *Cr. major* ist. Dieser ist auch in der altpleistozänen Fauna von Hohensülzen bei Worms (STORCH et. al. 1973: 317) und in der mittelpleistozänen Fauna des Heppenlochs vertreten (KORMOS 1937: 91 f.). Der *major*-M_2 von Hohensülzen paßt metrisch ebenfalls zu

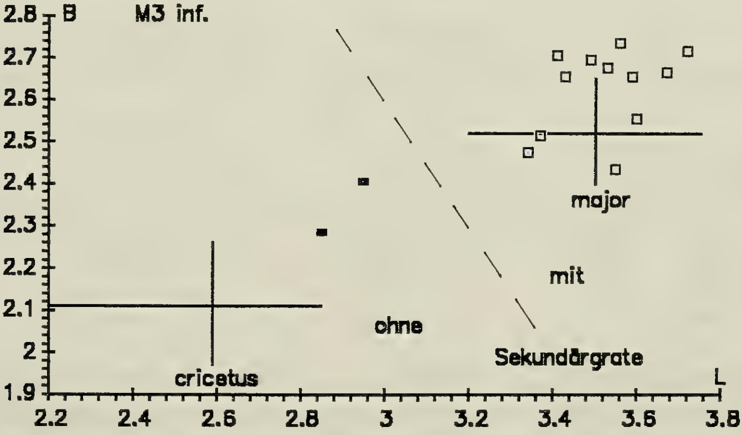


Abb. 3. *Cricetus major* (offene Quadrate) und *Cricetus cricetus* (Volltonquadrate), Längen-Breiten-Diagramme der M_3. Vergleichsstichproben aus Rheinhessen (*Cr. cricetus*, rez.) und Petersbuch 1 (*Cr. major*, Mittelpleistozän) nach Werten aus FAHLBUSCH (1976, Tab. 1).

Tab. 6. *Cricetus major*, statistische Werte der Zähne.

Maß	R	m	s	V	n
LM$_1$	3,85–2,95	3,87±0,13	0,0960	2,48	5
BM$_1$	2,08–2,32	2,22±0,09	0,0860	3,88	5
LM$_2$	3,00–3,37	3,22±0,10	0,1385	4,30	11
BM$_2$	2,38–2,78	2,63±0,08	0,1104	4,19	11
LM$_3$	3,34–3,72	3,52±0,08	0,1177	3,34	12
BM$_3$	2,43–2,73	2,62±0,07	0,1013	3,87	12
LM^1	3,87–4,05	3,94			3
BM^1	2,55–2,67	2,60			3
LM^2	3,05–3,31	3,22±0,22	0,1183	3,67	4
BM^2	2,43–2,66	2,56±0,14	0,0998	3,90	5
LM^3		3,02			1
BM^3		2,40			1

den vorliegenden. Von den anderen gibt es keine Vergleichsmaße. In den Thüringer Travertinen konnten Heinrich & Janossy (1977: 403 f.) den Riesenhamster nur in Taubach nachweisen.

Daß *Cr. major* hier offensichtlich sympatrisch mit *Cr. cricetus* vorkommt, unterstützt dessen von Fahlbusch (1976: 77) angenommene und begründete artliche Selbständigkeit.

Der gemeine Hamster ist bei uns seit dem Eem (Steinbruch Biedermann, Steppennagerschicht, Heller 1934: 27) regelmäßig belegt. Er kommt in vielen Würm-zeitlichen Höhlenfaunen der Schwäbischen Alb vor.

Arvicolidae Gray 1821

Die Arvicoliden sind die zahlenmäßig am stärksten vertretene Familie und machen fast 50% der gesamten Fauna aus. Sie sind insbesondere biostratigraphisch relevant.

Gattungen *Lemmus* Link 1795 und *Myopus* Miller 1910

Lemmus lemmus (Linné 1758) vel *Myopus schisticolor* (Lilljeborg 1844)

Taf. 3, Fig. 6

Material und Maße:
SMNS 33547 5 M$_1$, 6 M$_2$, 12 M^1, 17 M^2, 7 M^3

Länge der M$_1$	Kaufläche	parallel zur Vorderkante
B1	3,09	2,95
B2	2,95	2,71
B3	3,05	2,88
B4	–	2,72
B5	–	2,80

Der Waldlemming (*Myopus schisticolor*, in der Pleistozänliteratur auch *Lemmus schisticolor*) und der größere Berglemming (*Lemmus lemmus*) sind gebißmorphologisch nicht unterscheidbar. In den Maßen der Zähne gibt es eine breite Überlappung. Eine sichere Bestimmungsmöglichkeit wäre aufgrund der ökologischen und klimatologischen Aussagekraft der beiden Arten wünschenswert. Der Waldlemming lebt in der nördlichen Waldzone der Paläarktis (Niethammer & Henttonen 1982, Abb.

32) und reicht im Süden noch in das Verbreitungsgebiet der Haselmaus (STORCH 1978, Abb. 53). Das Areal des Berglemmings ist in Abhängigkeit von der Populationsdichte größeren Schwankungen unterworfen. Aber selbst bei maximaler Ausdehnung reicht es nicht so weit nach Süden wie das des Waldlemmings (TAST 1982, Abb. 38). Der Waldlemming ist in Interglazialfaunen durchaus denkbar, *Lemmus lemmus* dagegen für Glazialfaunen kennzeichnend.

Die alt- bis mittelpleistozänen Lemmingfunde kommen durchwegs in Waldfaunen vor und wurden als *Lemmus* aff. *lemmus* (Erpfingen, HELLER 1958: 72), *Lemmus* sp. (Hohensülzen, STORCH et al. 1973: 328; Petersbuch 1, KOENIGSWALD 1970: 421), *Lemmus lemmus* (Sackdilling, HELLER 1930: 280), oder *Myopus* vel *Lemmus* (Sudmer-Berg-2 und Husarenhof 4, KOENIGSWALD 1972: 207, 1973b: 30) bestimmt. Sie sind kleiner als beim letztglazialen und rezenten *Lemmus lemmus* und stehen wohl dem Waldlemming näher.

In den letztinterglazialen Faunen, z. B. Erkenbrechtsweiler, Untertürkheim-Biedermann, Travertine von Taubach, Burgtonna und Weimar-Ehringssdorf und Steinheim (Prallhangsediment) fehlen die Lemminge bei uns. Erst ab dem letzten Glazial ist der große *Lemmus lemmus* in Kaltfaunen sicher nachweisbar, z. B. in der Villa Seckendorff (KOENIGSWALD 1985: 15), in der Brillenhöhle (STORCH 1973: 113) und in den Weinberghöhlen bei Mauern (KOENIGSWALD et al. 1974).

Die vorliegende Form liegt in den Maßen zwischen den alt- bis mittelpleistozänen Lemmingen und dem letztglazialen Berglemming. Alle Werte liegen zwar auch im unteren Variationsbereich von *Lemmus lemmus.* Selbst bei Berücksichtigung der geringen Fundzahlen halte ich es aber für unwahrscheinlich, daß hier *Lemmus lemmus* vorliegt. Er würde auch gar nicht zur restlichen Fauna passen, in der Wald-

Tab. 7. *Lemmus lemmus* (*L. l.*) und *Myopus schisticolor* (*M. sch.*), M_1-Kauflächenlängen im Vergleich.

Art	Herkunft	R	m	n
Rezent[1]				
M. sch.	Finnland, Norwegen,	2,30–3,00	2,70	44
L. l.	Schweden	2,70–3,70	3,20	33
Würm				
L. l.	Brillenhöhle[2]	2,90–4,10	3,30	71
	Weinberghöhle[3]	2,70–3,80	3,24	70
	Villa Seckendorff	2,86–3,58	3,23	12
Alt- und Mittelpleistozän				
L./M.	Genkingen 2	2,95–3,09	3,03	3
	Husarenhof 4[4]		2,58	1
	Sudmer-Berg-2[5]		2,95	1
L. sp.	Petersbuch 1[5]	2,50–2,90		10
	Hohensülzen[1]		2,80	1
L. aff. *l.*	Erpfingen[6]	2,80–2,90	2,83	4

---

[1] STORCH et al. 1973a: 328, Tab.1
[2] STORCH 1973: 113
[3] HELLER 1955: 286
[4] KOENIGSWALD 1973b: 30
[5] KOENIGSWALD 1972: 207
[6] HELLER 1958: 72

formen dominieren. Es bestehen größere Affinitäten zu den älteren Formen, die *Myopus* näher zu stehen scheinen. Da es im Eem nach der derzeitigen Fundlage keine Lemminge (außer *Lagurus*) gab, sprechen die Funde für ein prä-Eem-zeitliches Alter der Fauna. Alle alt- bis mittelpleistozänen Faunen mit Lemmingen sind gemäßigte Waldfaunen, so daß man annehmen kann, daß der Lemming die Kälteanpassung noch nicht erworben hatte. Vielleicht ist er die gemeinsame Ausgangsform von Berg- und Waldlemming.

Nach dem Charakter der Gesamtfauna lebte der vorliegende Lemming, den ich als *Lemmus* vel *Myopus* anspreche, unter gemäßigten Klimabedingungen in einer Prä-Eem-Warmphase.

Gattung *Clethrionomys* TILESIUS 1850

Clethrionomys glareolus (SCHREBER 1780)

Taf. 3, Fig. 7–9

Material:
SMNS 33548–33550 112 M_1, 99 M_2, 88 M_3, 135 M^1, 129 M^2, 117 M^3.
Statistische Werte der Kauflächenlänge des M_1:

R	1,74–2,20
m	1,98±0,02
s	0,0975
V	4,93
n	108

Die Rötelmaus ist mit über 20% Anteil an der Gesamtfauna nach *Sorex araneus* die zweithäufigste Art und liegt ausschließlich in Gestalt isolierter Zähne vor. Die kleineren M_1, Kauflächenlängen meist unter 1,90 mm, haben eine geschlossene Pulpa, aber noch keine Wurzel. Sie sind von jüngeren Tieren. Die Zähne mit deutlicher Wurzelbildung sind die größeren. Zu dieser Gruppe gehört die Mehrzahl der M_1. Mit zunehmender Usur verschwindet der Innensinus der Vorderknospe.

Die ältesten Faunen Süddeutschlands mit *Cl. glareolus* sind Hohensülzen bei Worms, Sudmer-Berg-2 am Harz, Petersbuch 1 bei Eichstätt und Husarenhof 4 bei Bietigheim. Sie ist praktisch in allen Faunen seit dem frühen Mittelpleistozän nachweisbar. In kaltzeitlichen Faunen ist ihr Anteil sehr gering bis minimal. Ein hoher Anteil, wie hier, indiziert warmzeitliche Bedingungen.

In der ganzen Zeit seit ihrem Erstauftreten zeigt die Rötelmaus weder morphologische noch metrische Veränderungen, so daß sie für biostratigraphische Zwecke ungeeignet ist. Längenvariation der Kauflächenlänge und der Mittelwert werden stark von der Altersstruktur der Stichprobe beeinflußt. Größenvergleiche der Zähne verschiedener Stichproben sind daher wenig aussagekräftig.

Gattung *Arvicola* LACÉPÈDE 1799

Arvicola cantiana (HINTON 1910) – *terrestris* (LINNÉ 1758)

Taf. 4, Fig. 8–9

Material:
SMNS 33551–33556 5 Unterkiefer, 2 Oberkiefer mit Zähnen, 61 M_1, 58 M_2, 46 M_3, 51 M^1, 36 M^2, 27 M^3.
Statistische Werte der Kauflächenlänge des M_1:

R	3,43–4,19
m	3,66±0,05
s	0,1685
V	4,60
n	45

Arvicola hat mit rund 11% noch einen stattlichen Anteil an der Fauna. Schon aufgrund der Größe ist die Zugehörigkeit zur eiszeitlichen Schermausart, *Arvicola antiquus* Pomel, sicher auszuschließen. Diese an die jungpleistozäne Kaltsteppe angepaßte Schermausart wird von Halsband- und Berglemming, Schmalschädeliger Wühlmaus und Schneemaus begleitet und ist in der vorliegenden Fauna ohnehin nicht zu erwarten. Die Problemstellung ist, den Ort der vorliegenden Stichprobe im Kontinuum *A. cantiana-terrestris*, das Evolutionsniveau der Stichprobe, zu ermitteln.

Arvicola wird von *Mimomys savini* abgeleitet, die noch Molaren mit Wurzeln hatte. *A. cantiana*, die ursprüngliche *Arvicola*-Art, hat zwar wurzellose Molaren, in der Schmelzbanddifferenzierung erinnert sie aber noch an *Mimomys*: bei den Molaren ist das auf die Kaurichtung bezogene leeseitige, konvexe Schmelzband stärker als das konkave, luvseitige. Dieser Schmelzbanddifferenzierungstyp ist für den größten Teil des Mittelpleistozäns typisch. Er wird sukzessive abgelöst durch den evoluierten Typ, bei dem die luvseitigen Schmelzbänder verdickt sind. Diese Ausbildung finden wir bei *A. terrestris* seit dem letzten Glazial. Für das späte Mittelpleistozän (Saale/Riß) und das Eem sind Übergangsformen kennzeichnend, bei denen die konkaven und konvexen Schmelzbänder ± gleich stark sind. Die Benennung dieser Form wird unterschiedlich gehandhabt. Carls (1986) nannte die Form aus der spätmittelpleistozänen Höhlenfauna von Hunas, *A. hunasensis.* Kolfschoten (1991), der *cantiana* als Subspezies von *A. terrestris* führt, tituliert die Übergangsform aus der Saale-zeitlichen Fauna von Wageningen-Fransche Kamp, *A. terrestris* ssp. A. Bei Koenigswald (1973a) heißt die intermediäre Ausprägung *A. cantiana-terrestris.*

Heinrich (1978, 1982) hat mit dem Schmelzband-Differenzierungs-Quotient (SDQ), der nach Vermessung aller Schmelzbänder der M_1 einer Stichprobe ermittelt wird, ein Maß für die Evolutionshöhe einer Population geschaffen. SDQs > 100 kommen gewöhnlich in Eem-zeitlichen und älteren Populationen vor und kennzeichnen *A. cantiana*, SDQs < 100 *A. terrestris.* Die Übergangsform wird bei Heinrich als fortgeschrittene *A. cantiana* bezeichnet.

Mehrere Untersuchungen legen eine kritische Bewertung der Schmelzbanddicken nahe. Kratochvil (1981) zeigte, daß es in einer rezenten Schweizer Population von *A. terrestris* Schmelzbandbreitenverhältnisse wie bei *A. cantiana* gibt. Röttgers (1987) Untersuchungen an rezenten Populationen von *Arvicola* aus Europa, Türkei und Iran verdeutlichen die große Variabilität in der Schmelzbanddickendifferenzierung. Die vorderasiatischen Unterarten haben die Schmelzbandbreitenverhältnisse von *A. cantiana* bewahrt. Intermediäre Formen gibt es heute in Italien und Ungarn.

Auch der Fossilbefund zeigt, daß die Entwicklung nicht mit wünschenswerter Geradlinigkeit ablief. Die *Arvicola* von Steinheim (Prallhangsediment) hat einen größeren SDQ als die Stichprobe von S-Untertürkheim (Heinrich 1991b: 58). Demnach müßte die Fauna von Steinheim älter als die aus dem Unteren Travertin von Untertürkheim sein. Bloos (1991: 70 ff.) meint aber, daß die Steinheimer Fauna nach ihrer Stellung im Profil jünger sein muß. Kolfschoten (1990: 46) weist *Arvi-*

cola ssp. B, die evoluierter ist als Eem-zeitliche Stichproben aus Deutschland und England, in Saale-zeitlichen niederländischen Faunen nach. Man muß immer mit Immigrationen von primitiven Populationen rechnen, die eine Fauna dann älter erscheinen lassen. Aufgrund der klinalen Veränderung bei der rezenten *Arvicola* – evoluierte Subspezies in NW, primitive im SE – verbieten sich auch bei fossilen Faunen weiträumige Vergleiche. Ungeachtet dieser Einschränkungen ist *Arvicola* biostratigraphisch relevant. Man darf nur das stratigraphische Auflösungsvermögen nicht überschätzen.

An 3 von 65 M_1 (= 4,6%) ist noch eine schwache *Mimomys*-Kante ausgebildet. Die Schmelzbänder sind luv- wie leeseitig ungefähr gleich stark, manchmal ist das konvexe Band geringfügig stärker. Bei genauer Quantifizierung ergäbe sich ein SDQ von sicher über 100. Die Genkinger *Arvicola* ist also eine evoluierte *cantiana*, eine Übergangsform, entsprechend *A. terrstris* sp. A sensu Kolfschoten (1990) oder *A. cantiana-terrestris* im Sinne von Koenigswald (1973a).

Dieses Evolutionsniveau wird in Mitteleuropa meist im Riß/Saale und Eem angetroffen. Die *Arvicola*-Stichprobe legt eine Einstufung der Fauna von Genkingen 2 in die Zeitspanne Riß/Eem nahe.

Gattung *Microtus* Schrank 1798
Untergattung *Pitymys* Mc Mutrie 1831

Microtus (Pitymys) subterraneus (de Sélys-Longchamps 1836)
Taf. 5, Fig. 1–2

Material:
SMNS 33557 13 M_1 (restliche Zähne bei *M. arvalis-agrestis*)
Statistische Werte der Kauflächenlänge des M_1:

R	2,44–2,74
m	2,52±0,09
s	0,1043
V	4,13
n	9

Alle M_1 zeigen mehr oder weniger deutlich die konfluenten 4. und 5. Dentindreiecke, den sogenannten *Pitymys*-Rhombus. Der Anteroconidkomplex ist wenig variabel. Die übrigen Zähne sind nicht von *M. arvalis-agrestis* zu unterscheiden und werden bei diesen aufbewahrt. Die M_1-Kauflächenlängen liegen in der Spanne rezenter Formen (vgl. Niethammer 1982, Tab. 101).

Die Kurzohrmaus ist in Deutschland seit dem Holstein-Interglazial nachweisbar. Die meines Wissens ältesten Funde sind aus Bilzingsleben (Heinrich 1991a, Tab. 1). In der ebenfalls Holstein-zeitlichen Fauna vom Heppenloch listet Kormos (1937) noch *P. gregaloides* und *P. arvaloides* auf, Arten, die im früheren Mittelpleistozän verbreitet und teilweise sehr häufig waren. Kolfschoten (1985: 55) berichtet über einen M_1 von *P.* cf. *subterraneus* aus den Saale-zeitlichen (Hoogeveen-interstadialen) Ablagerungen von Maastricht-Belvédère 4. Einzelfunde gibt es auch aus dem Eem-zeitlichen Travertin von Taubach (Heinrich & Janossy 1977: 407), dem Unteren Travertin von Weimar-Ehringsdorf (Heinrich 1981: 140) und aus den Deckschichten von Burgtonna (Heinrich & Janossy 1978: 241). Der früheste Nachweis aus Baden-Württemberg ist aus der Fauna von Erkenbrechtsweiler, die Koenigs-

WALD & SCHMIDT-KITTLER (1972) in das letzte Interglazial datieren. *P. subterraneus* ist meist sehr selten. Morphometrische Veränderungen seit ihrem Erscheinen sind nicht erkennbar.

Microtus arvalis (PALLAS 1778) und *Microtus agrestis* (LINNÉ 1761)

Taf. 5, Fig. 3–6

Material:
SMNS 33558–33563 Unterkiefer sin. mit M_1-M_2, 42 M_1, 62 M_2, 39 M_3, 63 M^1, 50 M^2 (27 mit, 23 ohne *agrestis*-Schlinge), 43 M^3.

Statistische Werte der Kauflächenlänge der M_1 und M^2

Zahn	R	m	S	V	n
M_1	2,37–3,02	2,71±0,06	0,1558	6,12	29
agrestis-M^2	1,49–1,77	1,61±0,03	0,0832	5,17	27
arvalis-M^2	1,22–1,62	1,45±0,05	0,1085	7,50	23

Zähne aus der Gruppe *Microtus arvalis-agrestis* sind in Kleinsäugerfaunen ab dem Altpleistozän nahezu allgegenwärtig und in warm- wie kaltzeitlichen Faunen anzutreffen. Die ältesten Funde aus dieser Gruppe stammen aus den Faunen von Erpfingen (HELLER 1958, dort *M. problematicus*, in KOENIGSWALD 1970: 423 synonymisiert) und von Mauer (KOENIGSWALD 1992: 101 f.). In den mittelpleistozänen Faunen von Sudmer-Berg-2 (KOENIGSWALD 1972: 209), von Petersbuch 1 (KOENIGSWALD 1970: 423) und Husarenhof 4 (KOENIGSWALD 1973b: 30) sind Erd- und Feldmäuse ebenfalls, teilweise zahlreich, vertreten. In den vielen jungpleistozänen Faunen fehlen sie fast nirgends.

Bei allen M_1 sind die Dentindreiecke T1-T5 geschlossen, die lingualen stets größer als die labialen. Der davor liegende Anteroconidkomplex zeigt meist gleich tiefe linguale und labiale Sinus vor T6 und T7. Bei 5 M_1 fehlt der vor T6 liegende 4. labiale Sinus weitgehend. Dadurch wirkt der Vorderlobus gestreckt und gregaloid. Diese Zähne gehören aber nicht zu *M. gregalis*, da der T6 und die 6. Antiklinale noch deutlich ausgebildet sind. Bei 7 Exemplaren ist ein T8 angedeutet.

27 von 50 M^2, die im Mittel auch deutlich größer als die anderen sind, haben eine *agrestis*-Schlinge und gehören damit zu *M. agrestis*. Die meisten der übrigen M^2 gehören zu *M. arvalis*, einige können aber, wie bei den anderen Zähnen außer M_1, zu *Pitymys subterraneus* gehören.

Größenvergleiche mit anderen Stichproben sind wenig aussagekräftig, da die Größe auch vom Mengenverhältnis *agrestis* : *arvalis* : *subterraneus* beeinflußt wird. Der relativ große Mittelwert der M_1 geht wahrscheinlich auf den hohen *agrestis*-Anteil zurück. Ohne artliche Trennung ist es nicht möglich, eventuelle Trends zu metrischen Veränderungen in einer zeitlichen Faunenabfolge zu erkennen.

Muridae GRAY 1821

Gattung *Apodemus* KAUP 1829

Apodemus sylvaticus (LINNÉ 1758)

Taf. 6, Fig. 1–8

Material (Maße siehe Tab. 8+9):
SMNS 33564 12 M_1, 11 M_2, M_3 sin., 10 M^1, 8 M^2.

Der älteste Nachweis einer der Waldmaus sehr nahestehenden Form ist *Apodemus* aff. *sylvaticus* aus der altpleistozänen Fauna von Hohensülzen bei Worms (Storch et al. 1973: 315). Die frühmittelpleistozänen Faunen von Petersbuch 1 und Sudmer-Berg-2 lieferten ebenfalls Reste von *A. sylvaticus* (Koenigswald 1970: 425, 1972: 210). Mit Waldmausresten ist in gemäßigten Phasen des Pleistozäns stets zu rechnen.

In vielen Faunenlisten, z. B. von Mauer, Heppenloch, Husarenhof 4, Erkenbrechtsweiler, Steinheim (Prallhangsediment), erscheint nur *Apodemus* sp., weil die Waldmaus gerade bei geringen Fundzahlen isolierter Zähne oft nicht sicher von der etwas größeren Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis*, zu unterscheiden ist. Beide Arten sind in der rezenten Fauna Süddeutschlands vertreten. Die Stärke des 3. hinteren Innenhügels am M^1 ist variabel und kein differentialdiagnostisches Merkmal (Rothkopf 1970: 78).

Tab. 8. *Apodemus sylvaticus*, statistische Werte der Zähne.

Maß	R	m	s	V	n
LM_1	1,54–1,91	1,69±0,09	0,1326	7,86	11
BM_1	0,90–1,16	0,98±0,06	0,0880	8,96	11
LM_2	1,00–1,31	1,18±0,07	0,1031	8,75	11
BM_2	0,87–1,13	1,02±0,06	0,0854	8,33	11
LM_3		1,04			1
BM_3		0,92			1
LM^1	1,66–1,91	1,72±0,06	0,0785	4,57	9
BM^1	1,05–1,23	1,13±0,04	0,0533	4,78	9
LM^2	1,04–1,33	1,18±0,09	0,0879	7,45	7
BM^2	1,01–1,23	1,11±0,06	0,0678	6,13	8

Tab. 9. *Apodemus sylvaticus* und *Apodemus flavicollis*, M1-Kauflächenlängen rezenter und fossiler Stichproben im Vergleich.

Art/Fundort	R		R
M_1		M^1	
A. sylvaticus		*A. sylvaticus*	
Rheinland[1]	1,60–1,80	Rheinland[1]	1,64–1,95
Genkingen 2	1,54–1,91	Rhein-Main-Gebiet[6]	1,70–2,00
Taubach[2]	1,90	Genkingen 2	1,66–1,91
Belvédère 3[3]	1,79–1,88	Belvédère 3[3]	1,89–1,96
Belvédère 4[3]	1,69–1,91	Belvédère 4[3]	1,79–2,04
Sudmer-Berg-2[4]	1,70–1,80	Hohensülzen[6]	1,70–2,00
Petersbuch 1[5]	1,40–1,90	*A. flavicollis*	
Hohensülzen[6]	1,50–1,80	Rheinland[7]	1,85–2,12
A. flavicollis		Rhein-Main-Gebiet[6]	1,90–2,20
Rheinland[7]	1,73–2,05		

---

[1] Niethammer 1978a, Tab. 70

[2] Heinrich & Janossy 1977, Tab. 2

[3] Kolfschoten 1985: 59

[4] Koenigswald 1972: 210

[5] Koenigswald 1970: 425

[6] Storch et al. 1973: 316

[7] Niethammer 1978b, Tab. 67

Bei den vorliegenden M_1 ist die labiale Höckerreihe stets mehr oder weniger deutlich ausgebildet, besonders stark aber bei den drei größten Exemplaren. Dies beobachtete auch Koenigswald (1970: 425) bei den Waldmaus-M_1 von Petersbuch 1. Die Stärke des hinteren Innenhöckers der M^1, der t7, variiert unabhängig von der Größe. Alle M^2 haben einen distolabialen Höcker, den t9. Die Größen der ersten Molaren erscheinen bimodal verteilt. Dies ist aber auf die geringe Fundzahl zurückzuführen. Ein M^1 mit 1,91x1,23 mm liegt im Überlappungsbereich beider Arten. Drei große M_1 (1,90x1,16 1,91x1,14 1,85x1,09) sind größer als rezente Waldmaus-M_1 aus dem Rheinland (vgl. Niethammer 1978, Tab. 70). In Petersbuch 1, Taubach, Maastricht-Belvédère 3 & 4 (Kolfschoten 1985: 59) wurden aber ebenso große Exemplare *A. sylvaticus* zugeordnet. Die Funde von Genkingen 2 können ohne große Vorbehalte als homogene *sylvaticus*-Stichprobe bestimmt werden.

Leporidae Gray 1821

Gattung *Lepus* Linné 1758

Lepus europaeus Pallas 1778

Material und Maße:
SMNS 33565.1–16
1. P_3 sin. 3,3x3,9
2. P_3 dext. 3,3x -
3. P_4 dext. L 3,3
4. M_1 dext. L 3,1
5. M_2 dext. L 3,4
6. M_3 dext. L 2,4
7. I^1 sin.
8. ?I^2 sin.
9. P^2 sin. L 1,65
10. P^2 dext. L 1,9
11. PM sup. sin. L 2,5
12. PM sup.-Fragm. L 2,3
13. Humerus dist. 1/3 sin. Bd 12,2
14. Ischium dext.
15. Ilium dext.
16. Metapodium prox. Fragm.

Alle Funde sind sehr wahrscheinlich Reste eines Individuums. Schon nach der Größe kommt nur *Lepus europaeus* in Frage. Dieser Hase, dessen frühester Nachweis in Baden-Württtemberg aus der Fauna der Höhlenruine Erkenbrechtsweiler (Eem) stammt, war im Jungpleistozän seltener als der Schneehase.

3. Diskussion und Ergebnisse

Zusammensetzung und Taphonomie der Faunen

Genkingen 3. – Diese Faunula besteht nur aus zwei Arten – Höhlenbär und Rothirsch – die beide in der näheren Umgebung des Fundortes gelebt haben. Die Reste der verendeten Tiere wurden in die Karsthohlform eingetragen. Beim Höhlenbär ist auch naheliegend, daß die Zähne und Knochen von Tieren stammen, die in einer Höhle starben. Die Karstspalte wäre dann Teil einer ehemaligen Höhle und der Höhlenbär ein autochthones Faunenelement.

Genkingen 2. – Diese Fauna besteht zum größten Teil aus Kleinsäugern und einigen Großsäugerresten, für die grundsätzlich unterschiedliche Anreicherungsmechanismen anzunehmen sind. Reh und Nashorn können in der näheren Umgebung der Spalte oder ehemaligen Höhle gelebt haben und sind somit parautochthon. Alle Kleinsäuger, der Hase und das kleine Wiesel können als Beutetiere von Eulen in

Tab. 10. Genkingen 2, quantitative Zusammensetzung der Fauna, n = häufigster Zahn/Knochen sin. und dext.

Taxon	n	%
Insectivora		
Erinaceidae		
Erinaceus europaeus	1	0,2
Soricidae		
Sorex minutus	16	2,7
Sorex araneus	188	31,9
Talpidae		
Talpa europaea	43	7,3
Carnivora		
Mustelidae		
Mustela nivalis ssp.	5	0,8
Perissodactyla		
Rhinocerotidae		
Stephanorhinus kirchbergensis	2	0,3
Artiodactyla		
Cervidae		
Capreolus capreolus	7	1,2
Rodentia		
Zapodidae		
Sicista betulina vel *subtilis*	2	0,3
Myoxidae		
Muscardinus avellanarius	2	0,3
Cricetidae		
Cricetus major	12	2,0
Cricetus cricetus	3	0,5
Arvicolidae		
Lemmus lemmus vel *Myopus schisticolor*	17	2,9
Clethrionomys glareolus	135	22,9
Arvicola cantiana-terrestris	66	11,2
Microtus subterraneus	13	2,2
Microtus arvalis/agrestis	63	10,7
Muridae		
Apodemus sylvaticus	13	2,2
Lagomorpha		
Leporidae		
Lepus europaeus	2	0,3

Form von Eulengewöllen in die Spalte geraten sein. Für die nachgewiesenen Arten kommen Spalten und Höhlen als natürlicher Lebensraum weniger in Betracht. Die Kleinsäuger stammen aus Biotopen, die im Einzugsbereich der Predatoren liegen. Die Kleinsäugerfauna setzt sich also aus parautochthonen und allochthonen Komponenten zusammen. Auffallend ist die Dominanz von Waldspitzmaus und Rötelmaus. Die Dominanz dieser beiden Tierarten finden wir auch in der Gewöllelage „12a" des altholozänen Faunenanteils aus der Burghöhle Dietfurt (KOENIGSWALD 1975–77: 130).

Zur Ökologie der nachgewiesenen Arten und klimaökologische Interpretation der Faunen

Genkingen 3. – Der Höhlenbär, der bei uns in Warm- wie in Kaltzeiten nachgewiesen ist, war ökologisch sehr anpassungsfähig und ist daher auch weniger aussagekräftig. Er war weit verbreitet und lebte auch auf der Schwäbischen und Fränkischen Alb, wie die zahlreichen dortigen Höhlenfunde belegen. In den alpinen Höhlen fand man seine Reste bis in Höhen von knapp 2800 m, so z. B. in der Conturines-Höhle in den Dolomiten (Rabeder 1991). Nach dem Gebiß zu urteilen, ernährte er sich, wie der Braunbär, omnivor.

Einige weniger charakteristische Stücke können auch vom Braunbären sein. Koexistenz von Braun- und Höhlenbären wäre nicht ungewöhnlich, wie z. B. die Faunen vom Heppenloch und von der Villa Seckendorff zeigen. Bei uns gibt es Reste des Braunbären in interglazialen (z. B. Heppenloch, Erkenbrechtsweiler) und in gemäßigt glazialen Faunen (z. B. Villa Seckendorff). Er war in der gesamten gemäßigten Zone der Holarktis verbreitet. Unter natürlichen Bedingungen bevorzugt der Braunbär den Wald als Lebensraum.

Allein aufgrund der Bärenreste läßt sich also nicht sagen, ob die Grabgemeinschaft in einem Glazial oder in einem Interglazial entstanden ist.

Die zweite Form, der Rothirsch, ist nur durch einen Fund belegt. Diese Art lebte bei uns in Interglazialen und gemäßigten Phasen von Glazialen, und es gibt ihn auch heute noch.

Die beiden sicher nachgewiesenen Arten von Genkingen 3 schließen lediglich hochglaziale Klimaverhältnisse aus.

Genkingen 2. – Diese arten- und individuenreiche Fauna (Tab. 10) ist durch das Vorkommen von Waldnashorn, Reh, Haselmaus sowie durch die Häufigkeit der Rötelmaus zweifellos als Interglazialfauna gekennzeichnet. Ausgesprochen kaltzeitliche Indikatoren fehlen. Es gibt aber Arten, die einen kontinentalen Klimaeinfluß wahrscheinlich machen. Im folgenden werden die einzelnen Arten hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche charakterisiert. Die Angaben zu Verbreitung und Ökologie der rezenten Arten sind meist Niethammer & Krapp (1978, 1982, 1986) und Stubbe & Krapp (1993) entnommen.

Erinaceus europaeus. – Außer in E- und in SE-Europa fast in ganz Europa verbreitet. Ökologisch wenig anspruchsvoll. Lebt in Laubwäldern mit dichtem Gebüsch, in Gehölzen und Hecken. Nasse Gelände werden gemieden.

Sorex minutus. – Paläarktisch verbreitet. Braucht Lebensraum mit dichtem Unterbewuchs zur Gewährleistung eines kühlen und feuchten Bodenklimas.

Sorex araneus. – In der westlichen und zentralen Paläarktis verbreitet. Bevorzugt feuchte und kühle Biotope mit dichter Vegetation. Höhenverbreitung vom Meeresniveau bis über Baumgrenze im Hochgebirge.

Talpa europaea. – In gemäßigten Teilen Europas und W-Asiens verbreitet. Ökologisch wenig festgelegt. Braucht feuchte, tiefgründige Böden mit entsprechendem Nahrungsangebot. Vegetation weniger entscheidend.

Mustela nivalis. – Zirkumpolar verbreitet. Kommt überall vor, wo es Beutetiere – Wühlmäuse, Hamster, echte Mäuse und Lemminge – gibt.

Stephanorhinus kirchbergensis. – Das Waldnashorn ist eine reine Interglazialform und kommt oft zusammen mit dem Waldelefanten vor. Aus dem Winkel zwischen

Gaumen- und Nackenebene kann man, analog zu den Verhältnissen beim rezenten Spitzmaulnashorn, auf eine mäßig geneigte Kopfhaltung und daraus auf Laub und vereinzelt Steppengräser als Nahrung schließen (ADAM 1961). Wie beim heutigen *Diceros bicornis* der afrikanischen Buschsteppe kann man auch für das Waldnashorn Buschsteppe, Wald und Parklandschaften als Lebensraum annehmen.

Capreolus capreolus. – Heute im gemäßigten Europa nahezu lückenlos verbreitet. Vom Meeresniveau bis auf 2400 m Höhe in den Alpen. Hauptlebensraum ist die Waldrandzone.

Sicista sp. – Wald- und Steppenbirkenmaus sind hier nicht unterscheidbar. Die Waldbirkenmaus braucht dichte Bodenvegetation und hohe Feuchtigkeit, die Steppenbirkenmaus trockene und offene Lebensräume. Durch die übrige Fauna kann keine der beiden Arten ausgeschlossen werden.

Muscardinus avellanarius. – Zum heutigen Verbreitungsgebiet gehören Europa ohne die Iberische Halbinsel, das nördliche Großbritannien und das nördliche Skandinavien. Nach Osten setzt es sich bis zur Wolga fort. Als Biotop kommen alle Waldgesellschaften in Frage.

Lemmus/Myopus. – Beide Gattungen belegen nach ihrem heutigen Verbreitungsgebiet, der nördlichen Waldzone der Paläarktis, nordischen Einfluß. Der Berglemming besiedelt im Sommer offene Moorflächen der Tundra und der alpinen Region, im Winter die Schneetäler der Gebirge. In manchen Jahren lebt er auch auf Mooren und in moosreichen Wäldern.

Clethrionomys glareolus. – Die Häufigkeit, mit der die Rötelmaus auftritt, weist auf ein warmzeitliches Klima hin. Sie kommt heute im wesentlichen in den Laub- und Mischwäldern der westlichen Paläarktis vor. Zu ihrem Biotop gehören Wälder, Gebüsche und Hecken. Eine gut entwickelte Strauchschicht und eine gewisse Bodenfeuchte sind wichtig.

Arvicola cantiana. – Aus ihr ging *Arvicola terrestris* hervor. Für die Ursprungsform werden die Biotopansprüche der rezenten Art angenommen. Diese lebt überwiegend an dicht bewachsenen Ufern langsam fließender und stehender Gewässer. In der Hügellandschaft, wie z. B. der Albhochfläche, und in gebirgigen Lagen sind Schermäuse weniger an offenes Wasser gebunden. Sie kommen auch auf Wiesen und in Wäldern mit gutem unterirdischem Nahrungsangebot vor. *Arvicola* kommt in Warm- wie in Kaltzeiten vor.

Microtus subterraneus. – Die Kurzohrmaus ist heute bezeichnend für feuchte, offene Landschaften und Laubwäder im gemäßigten Klimabereich.

Microtus arvalis/agrestis. – Es kommen hier beide Arten vor, *M. agrestis* wahrscheinlich etwas häufiger. Das Areal der Erdmaus reicht weiter nach N, bis nach Skandinavien, wo sie die Feldmaus (*M. arvalis*) vertritt. Dichter Pflanzenbewuchs scheint die wichtigste Bedingung für das Vorkommen der Erdmaus zu sein. Feldmäuse bevorzugen mehr offenes, nicht zu feuchtes Gelände ohne hohe Vegetation. Beide Arten, die mangels sicherer Unterscheidungsmerkmale meist als Paar in den Faunenlisten geführt werden, gibt es bei uns seit dem frühen Mittelpleistozän in Warm- wie in Kaltzeiten. Als Klimaindikatoren sind sie ungeeignet.

Apodemus sylvaticus. – Fehlt in Europa nur im NE und im nördlichen Skandinavien. In den Biotopansprüchen ist die Waldmaus euryök. Sie besiedelt vor allem Hecken und Gebüsch. Geschlossener Wald wird nur dort dicht besiedelt, wo die Gelbhalsmaus fehlt. Gehäuftes Auftreten von *Apodemus* indiziert warmzeitliche Verhältnisse. Vereinzelte Funde gibt es aber auch in kaltzeitlichen Faunen.

Lepus europaeus. – Der Feldhase fehlt in Europa auf der Iberischen Halbinsel, in Irland, Island und im nördlichen Skandinavien. Er bevorzugt offene Landschaft. Bei uns gibt es ihn seit dem Eem. Im Würm traten Schnee- und Pfeifhase an seine Stelle.

Genkingen liegt auf der heute durch weitgehend offene Landschaft geprägten Albhochfläche, in die die tiefen Täler der Echaz und kleinerer Flüsse eingeschnitten sind. Daneben gibt es mehrere über 800 m hohen Kuppen. Die Landschaft zeigte auch damals schon ein ausgeprägtes Relief. Die heutige offene Landschaft auf der Albhochfläche ist anthropogen bedingt. Der Ackerbau und die vom Menschen gehaltenen Schafe halten die Vegetation nieder. Ohne anthropogenen Einfluß wäre die Alb heute dicht bewaldet und böte keinen Lebensraum für Hamster und Feldhase. Es müssen damals außer Wald auch offene Flächen vorhanden gewesen sein. Die Fauna ist daher grundsätzlich am Beginn wie am Ende einer Warmzeit denkbar.

Biostratigraphische Einordnung der Faunen

Genkingen 2. – Die Fauna ist umfangreich genug, um nicht nur mit dem Vorhandensein, sondern auch mit dem Fehlen von Arten zu argumentieren. Der Nachweis des Waldnashorns sowie der insgesamt interglaziale Charakter der Fauna ergeben Eem- bzw. Riß/Würm-Interglazial als Mindestalter. Die Entwicklungshöhe von *Arvicola*, die eine evoluierte *A. cantiana*, bzw. eine Übergangsform zwischen *A. cantiana* und *A. terrestris* ist, spricht für ein post-Holstein-zeitliches Alter für die Fauna. *A. cantiana* aus der Heppenloch-Fauna ist noch deutlich primitiver. In dieser und älteren Faunen, wie Petersbuch 1, gibt es auch stets mindestens zwei *Talpa*-Arten, die kleine *T. minor* und die größere *T. europaea*. Unter den Arvicoliden des Heppenloch gibt es auch noch ältere *Pitymys*- und *Microtus*-Arten als hier, so daß Genkingen 2 sicher jünger als Holstein ist. Es bleibt nur das letzte Interglazial, das Eem sensu lato, oder eine Intra-Riß-Warmphase. In Baden-Württemberg gibt es bisher nur eine sichere Riß-Fauna, jene aus den *trogontherii-primigenius*-Schottern von Steinheim. Genkingen 2 könnte ähnlichen Alters sein wie die warmzeitliche Fauna von Erkenbrechtsweiler, die KOENIGSWALD (1983: 189) für jünger als das Steinheimer Thermal, aber für älter als das Stuttgarter Thermal hält. Damit meint er eine Warmzeit zwischen Holstein und Eem, wohl eine Intra-Riß-Warmzeit.

Das Ende des Eem-Interglazials kommt für Genkingen 2 aufgrund der Faunenzusammensetzung nicht in Betracht. In Faunen aus dem Übergangsbereich Eem-Frühwürm bzw. Frühweichsel fehlen *Cricetus major* und *Lemmus*. Es dominiert *Microtus arvalis* (Feldmaus). An weiteren Offenlandbewohnern sind *Spermophilus citelloides*, *Microtus gregalis* und *Microtus oeconomus* für diese Zeit charakteristisch. Die Faunen aus der Fließerde und dem Schwarzerdekolluvium der Deckschichtenfolge von Burgtonna, die HEINRICH & JANOSSY (1978) in das End-Eem datiert haben, zeigen diese Verhältnisse beispielhaft. Die Fauna von Steinheim (Prallhangsediment) aus etwa derselben Zeit (BLOOS 1991) führt ebenfalls *Cr. cricetus* und *Spermophilus citelloides*. In Genkingen 2 fehlen die eben erwähnten Arten, und es kommt ein kleiner Lemming vor, den es in den Faunen des späten Eems und des Würms nicht gibt. Die Erdmaus ist häufiger als die Feldmaus. Diese Konstellation sowie die Faunenzusammensetzung sprechen für eine Datierung an den Beginn des Eem-Interglazials oder in eine ausgeprägte Wärmeschwankung des Riß-Glazials.

Genkingen 3. – Die ältesten Höhlenbären gab es bei uns im Holstein (Steinheim und Heppenloch). Der Rothirsch könnte auch aus dieser Zeit sein. Beide kommen aber auch noch im frühen Würm (Villa Seckendorff) zusammen vor. Die beiden Arten reichen für eine genauere Datierung nicht aus. Obwohl die Spalte von Genkingen 3 nur gut 100 m südöstlich von Genkingen 2 und auf gleicher Höhe liegt, kann man keine Altersgleichheit für beide Faunen annehmen. Die Spalte von Genkingen 1, knapp 100 m südlich von Genkingen 3, liegt ebenfalls auf der gleichen Abbauterrasse und lieferte eine pliozäne Fledermausfauna. Man muß also die Spaltenfaunen stets einzeln datieren und kann aus räumlicher Nähe und gleicher Höhenlage nicht auf Altersgleichheit schließen. Für Genkingen 3 ergibt sich ein Alter zwischen Holstein und Würm.

4. Literatur

Adam, K. D. (1961): Die Bedeutung der pleistozänen Säugetier-Faunen Mitteleuropas für die Geschichte des Eiszeitalters. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **78**, 34 S., 17 Abb., 6 Tab.; Stuttgart.

– (1975): Die mittelpleistozäne Säugetier-Fauna aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **3**, 247 S., 29 Abb., 39 Tab., 52 Taf.; Stuttgart.

– (1977): Die mittelpleistozänen Schotter der unteren Murr (Baden-Württemberg) und ihre Säugetier-Faunen. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **59**: 83–89, 4 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Bloos, G. (1991): 5. Stratigraphische Diskussion. – *In*: Bloos, G., Böttcher, R., Heinrich, W.-D. & Münzing, K.: Ein Vorkommen von Kleinvertebraten in jungpleistozänen Deckschichten (Wende Eem/Würm) bei Steinheim an der Murr. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **170**, 70–72; Stuttgart.

Boessneck, J. (1956): Zur Größe des mitteleuropäischen Rehes (*Capreolus capreolus* L.) in alluvial-vorgeschichtlicher und früher historischer Zeit. – Z. Säugetierkde., **21**: 121–131; Hamburg.

Böttcher, R. (1991): 2. Vertebraten. – *In*: Bloos, G., Böttcher, R., Heinrich, W.-D., Münzing, K. (1991): Ein Vorkommen von Kleinvertebraten in jungpleistozänen Deckschichten (Wende Eem/Würm) bei Steinheim an der Murr. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **170**, 25–56, Abb. 2.1–2.17, Tab. 2.1; Stuttgart.

Busch, A. (1985): Tierknochenfunde aus einer endneolithischen Siedlung bei Riekofen/Ldkr. Regensburg. – Diss. Univ. München (Photodruck), 112 S., 12 Abb., 30 Tab.; München.

Carls, N. (1986): Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Mittel- und Jungpleistozän Süddeutschlands. – Diss. Univ. Erlangen (Photodruck), 103 S.; Erlangen.

Dehm, R. (1962): Altpleistocäne Säuger von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **2**: 17–61, 7 Abb., Taf. 3–6; München.

Dittrich, L. (1961): Milchgebißentwicklung und Zahnwechsel beim Braunbären (*Ursus arctos* L.) und anderen Ursiden. – Morphol. Jb., **101**, 142 S.; Leipzig.

Fahlbusch, V. (1976): *Cricetus major* Woldřich (Mammalia, Rodentia) aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch 1. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **16**: 71–81, 1 Abb., 1 Tab., Taf. 4–5; München.

Frank, F. (1985): Zur Evolution der kleinen Wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766). – Z. Säugetierkunde, **50**: 208–225, 5 Abb.; Hamburg.

Guérin, C. (1980): Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pleistocène supérieur en Europe occidentale. – Documents Lab. Géol. Lyon, **79**/1–3, 1182 S., 114 Abb., 155 Tab., 21 Taf.; Lyon.

Hausser, J. (1990): *Sorex coronatus* Millet, 1882 – Schabrackenspitzmaus. – *In*: Niethammer, J. & Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/I. Insektenfresser. Herrentiere. S. 279–286, Abb. 94–97, Tab. 74–77; Wiesbaden (Aula).

Hausser, J., Hutterer, R. & Vogel P. (1990): *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 – Waldspitzmaus. – *In*: Niethammer, J. & Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas.

Band 3/I. Insektenfresser. Herrentiere. S. 237–278, Abb. 86–93, Tab. 66–73; Wiesbaden (Aula).

HEINRICH, W.-D. (1978): Zur Erfassung eines Evolutionstrends bei Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. – Säugetierkundl. Informationen, **2**: 3–21, 5 Abb.; Berlin.

– (1981): Fossile Kleinsäugerreste aus dem Unteren Travertin von Weimar-Ehringsdorf (Thüringen, DDR). – Quartärpaläontologie, **4**: 131–143, 7 Abb., 6 Tab.; Berlin.

– (1982): Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas. – Z. geol. Wiss., **10/6**: 683–735, 26 Abb., 3 Tab.; Berlin.

– (1991): Zur biostratigraphischen Einordnung der Fundstätte Bilzingsleben an Hand der Kleinsäugetiere. – Veröff. Landesmuseum Vorgesch. Halle, **44**: 71–79, 2 Abb., 1 Tab., Taf. 52–54; Berlin. – [1991a]

– (1991): 3. Zur Schmelzband-Differenzierung bei *Arvicola*. – *In*: BLOOS, G., BÖTTCHER, R., HEINRICH, W.-D. & MÜNZING, K.: Ein Vorkommen von Kleinvertebraten in jungpleistozänen Deckschottern (Wende Eem/Würm) bei Steinheim an der Murr. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **170**: 57–61; Stuttgart. – [1991b]

HEINRICH, W.-D. & JANOSSY, D. (1977): Insektivoren und Rodentier aus dem Travertin von Taubach bei Weimar. – Quartärpaläontologie, **2**: 401–411, 4 Abb., 9 Tab., Taf. 67–68; Berlin.

– & – (1978): Fossile Säugerreste aus einer jungpleistozänen Deckschichtenfolge über dem interglazialen Travertin von Burgtonna in Thüringen. – Quartärpaläontologie, **3**: 231–254, 13 Abb., 19 Tab., Taf. 54–56; Berlin.

HELLER, F. (1930): Eine Forest-Bed-Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). – N. Jb. Min., Geol., Paläont, Beil.-Bd., **63**: 247–298, 27 Abb., Taf. 15–19; Stuttgart.

– (1934): Die Kleinsäugerreste aus dem Travertin des Biedermannschen Steinbruchs von Untertürkheim-Bad Cannstatt. – Jh. Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg, **90**: 20–30; Stuttgart.

– (1955): Die Fauna. – *In*: ZOTZ, L.: Das Paläolithikum der Weinberghöhlen bei Mauern. – Quartärbibliothek, **2**: 220–307, 1 Abb., 3 Taf.; Bonn.

– (1958): Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **107**, 102 S., 75 Abb., 3 Tab., 2 Beil.-Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

– (1960): Das Diluvialprofil in der Jungfernhöhle bei Tiefenellern, Landkreis Bamberg. – Erlanger geol. Abh., **34**: 3–17, 1 Taf.; Erlangen.

Janossy, D. (1953): Neueres Vorkommen seltener Säugetiere (*Sicista, Apodemus, Asinus*) aus dem ungarländischen Spätpleistozän. – Földt. Közl., **83**: 430–436; Budapest.

JÉQUIER, J. P. (1963): 16. Das Reh, *Capreolus capreolus* (LINNÉ, 1758). – *In*: BOESSNECK, J., JÉQUIER, J.-P. & STAMPFLI, H. R.: Seeberg. Burgäschisee-Süd. Die Tierreste. – Acta Bernensia **2/3**: 103–113, Abb. 5; Bern.

KAHLKE, H. D. (1969): Die Cerviden-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. – Paläont. Abh., A, **3/3–4**: 547–610, 36 Abb., Taf. 27–36; Berlin.

– (1975): Die Cervidenreste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. – Abh. zentr.-geol. Inst., **23**: 201–249, 26 Abb; Berlin.

– (1977): Die Rhinocerotidenreste aus den Travertinen von Taubach. – Quartärpaläontologie, **2**: 305–359, 41 Abb., Taf. 31–37; Berlin. – [1977a]

– (1977): Die Cervidenreste aus den Travertinen von Taubach. – Quartärpaläontologie, **2**: 209–223, 8 Abb., Taf. 16–17; Berlin. – [1977b]

KOBY, F.-E. (1952): La dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*. – Rev. Suisse Zool., **59/27**: 511–541, 17 Abb.; Basel.

KOENIGSWALD, W. v. (1970): Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **10**: 407–432, 40 Abb.; München.

– (1972): Sudmer-Berg-2, eine Fauna des frühen Mittelpleistozäns aus dem Harz. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **141/2**: 194–221, 19 Abb.; Stuttgart.

– (1973): Veränderungen der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer und Eem (Pleistozän). – Eiszeitalter u. Gegenwart, **23/24**: 159–167, 2 Abb.; Öhringen. – [1973a]

– (1973): Husarenhof 4, eine alt- bis mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus Württemberg mit *Petauria*. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **143**: 23–38, 10 Abb., 2 Tab.; Stuttgart. – [1973b]

– (1975–77): 6. Die Säugetierfauna aus der Burghöhle Dietfurt. – Kölner Jb. Vor- u. Frühgeschichte, **15**: 123–142, Abb. 15–21, Tab. 4–5; Berlin.

– (1983): Die Säugetierfauna des süddeutschen Pleistozäns. – *In*: Müller-Beck, H. (Hrsg.): Urgeschichte in Baden-Württemberg. S. 167–216, Abb. 73–122; Stuttgart (Theiss).

– (1984): Die jungpleistozäne Säugetierfauna der Spitzbubenhöhle. – *In*: Hahn, J. (Hrsg.): Die steinzeitliche Besiedlung des Eselsburger Tales bei Heidenheim (Schwäbische Alb). – Forsch. und Ber. Vor- und Frühgesch. Baden-Württ., **17**: 62–79, Abb. 28; Stuttgart.

– (1985): Die Kleinsäuger aus der *Allactaga*-Fauna der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt aus dem frühen letzten Glazial. – Stuttgarter Beitr. Naturk. B, **110**, 40 S., 39 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

– (1992): Zur Ökologie und Biostratigraphie der beiden pleistozänen Faunen von Mauer bei Heidelberg. – *In*: Beinhauer, K. W. & Wagner, G. A. (Hrsg.): Schichten von Mauer – 85 Jahre Homo erectus heidelbergensis. S. 101–110, 6 Abb.; Mannheim.

Koenigswald, W. v. & Schmidt-Kittler, N. (1972): Eine Wirbeltierfauna des Riß/Würm-Interglazials von Erkenbrechtsweiler (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **12**: 143–147, 2 Abb.; München.

Koenigswald, W. v., Müller-Beck, H., Pressmar, E. (1974): Archäologie in den Weinberghöhlen von Mauern. – Acta Venatoria, **3**, 152 S., 16 Abb., 36 Taf.; Tübingen.

Kolfschoten, T. van (1985): The Middle Pleistocene (Saalian) and Late Pleistocene (Weichselian) mammal faunas from Maastricht-Belvédère (Southern Limburg, the Netherlands). – Meded. Rijks geol. Dienst, **39**/1: 45–74, 18 Abb.; 's-Gravenhage.

– (1990): The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the Middle Rhine Area (Western Germany) during the Late Middle Pleistocene. – Meded. Rijks geol. Dienst, **43**/3, 69 S., 27 Abb., 11 Tab.; 's-Gravenhage.

– (1991): The Saalian mammal fossils from Wageningen-Fransche Kamp. – Meded. Rijks geol. Dienst, **46**: 37–53, 8 Abb.; Harlem.

Kormos, T. (1937): Über die Kleinsäuger der Heppenlochfauna. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **26**: 88–97; Stuttgart.

Kratochvil, J. (1981): *Arvicola cantiana*, vit-elle encore? – Folia zool., **30**/4: 289–300; Brno.

Kurtén, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. 317 S., 111 Abb., 15 Tab.; London (Weidenfels & Nicolson).

– (1977): Bären- und Hyänenreste aus dem Pleistozän von Taubach. – Quartärpaläontologie, **2**: 361–378, 6 Abb., 15 Tab., Taf. 38–42; Berlin.

Lehmann, U. (1953): Eine Villafranchiano-Fauna von der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1953**/10: 437–464, 18 Abb.; Stuttgart.

– (1954): Die Fauna des „Vogelherds“ bei Stetten ob Lontal (Wüttemberg). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **99**: 33–146, 7 Abb., viele Tab., Taf. 4–7; Stuttgart.

– (1957): Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). – Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, **26**: 60–99, 32 Abb., Taf. 4–7; Hamburg.

Niethammer, J. (1978): *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) – Waldmaus. – *In*: Niethammer, J. & Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band **1** Nagetiere I. S. 337–358, Abb. 69, Tab. 70–82; Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft). – [1978a]

– (1978): *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) – Gelbhalsmaus. – *In*: Niethammer, J. & Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1 Nagetiere I. S. 325–337, Abb. 68, Tab. 67–68; Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft). – [1978b]

– (1982): *Microtus subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836) – Kurzohrmaus. – *In:* Niethammer, J. & Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band **2**/I. Nagetiere II. S. 397–418, Abb. 128–131, Tab. 107–117; Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).

NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.) 1978, 1982, 1986: Handbuch der Säugetiere Europas. Band **1** (Nagetiere I), Band **2**/I (Nagetiere II), Band 2/II (Paarhufer); Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).

NIETHAMMER, J. & HENTTONEN, H. (1982): *Myopus schisticolor* (Lilljeborg, 1844) – Waldlemming. – *In*: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band **2**/I. Nagetiere II. S. 70–86, Abb. 28–34, Tab. 21–26; Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).

PUCEK, Z. (1982): *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) – Steppenbirkenmaus. – *In:* NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band **2**/I Nagetiere II. S. 501– 515, Abb. 157–165, Tab. 143–146; Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).

RABEDER, G. (1991): Die Höhlenbären der Conturines. Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2800 m Höhe. 124 S., zahlreiche, überwiegend farbige Abb.; Bozen (Athesia).

REICHSTEIN, H. (1993): *Mustela nivalis* Linné, 1766 – Mauswiesel. – *In*: STUBBE, M. & KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Raubsäuger (Teil II). S. 571–626, Abb. 175–182; Wiesbaden (Aula).

REUMER, J. W. F. (1984): Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. – Scripta geol., **73**, 173 S., 23 Abb., 54 Tab., 37 Taf; Leiden.

RODE, K. (1935): Untersuchungen über das Gebiß der Bären. – Monogr. Geol u. Paläont., Ser. II, **7**, 162 S., 24 Abb., 59 Tab., 8 Taf.; Leipzig.

RÖTTGER, U. (1987): Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacépède, 1799). – Bonner zool. Beitr., **38**/2: 95–105, 7 Abb., 2 Tab.; Bonn.

ROTHKOPF, D. (1970): Eine Analyse von Gewöllen der Schleiereule, *Tyto alba*, aus der Eifel. – Bonner zool. Beitr., **21**/1–2: 63–82, 15 Abb., 5 Tab.; Bonn.

SCHLOSSER, M. (1928): Über Alces latifrons aus einer Schlotfüllung bei Tuttlingen. – Cbl. Min., Geol., Paläont., **1928**: 124–128; Stuttgart.

SCHÜTT, G. (1968): Die cromerzeitlichen Bären aus der Einhornhöhle bei Scharzfeld. – Mitt. geol. Inst. T. H. Hannover, **7**, 121 S., 3 Abb., 32 Tab., 6 Taf.; Hannover.

SPITZENBERGER, F. (1990): *Sorex alpinus* Schinz, 1837 – Alpenspitzmaus. – *In*: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/I. Insektenfresser. Herrentiere. S. 293–312, Abb. 101–104, Tab. 81–87; Wiesbaden (Aula).

STORCH, G. (1973): VI. Jungpleistozäne Kleinsäugerfunde (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia) aus der Brillenhöhle. – *In:* RIEK, G.: Das Paläolithikum der Brillenhöhle (Schwäbische Alb). – Forsch. und Ber. zur Vor- und Frühgesch. in Baden-Württemberg, **4**/II: 106–123, 41 Abb.; Stuttgart.

– (1978): Gliridae – Schläfer. – *In*: NIEHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band **1**. Nagetiere I. S. 201–280, Abb. 41–53, Tab. 38–53; Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).

STORCH, G., FRANZEN, J. L. & MALEC, F. (1973): Die altpleistozäne Säugerfauna (Mammalia) von Hohensülzen bei Worms. – Senckenbergiana lethaea, **54**/2–4: 311–343, 66 Abb., 3 Tab.; Frankfurt.

STUBBE, M. & KRAPP, F. (Hrsg.) 1993: Handbuch der Säugetiere Europas. Raubsäuger (Teil II); Wiesbaden (Aula).

TAST, J. (1982): *Lemmus lemmus* (Linnaeus, 1758) – Berglemming. – *In*: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band **2**/I. Nagetiere II. S. 87–105, Abb. 35–40, Tab. 27–31; Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).

Anschrift des Verfassers:
Dr. R. ZIEGLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D–70191, Stuttgart.

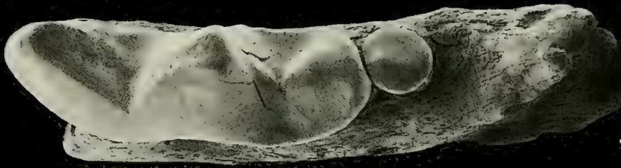
Tafel 1

Mustela nivalis ssp., Genkingen 2

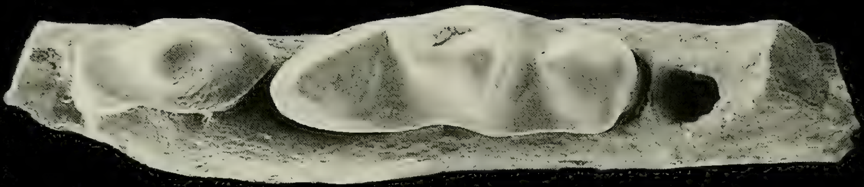
Fig. 1. Unterkieferfragm. sin. mit M_1-M_2, occlusal; SMNS 33540.1. – Ca. x15.
Fig. 2. Unterkieferfragm. dext. mit P_4-M_1, occlusal; SMNS 33540.3. – Ca. x15.

Ursus cf. *spelaeus* Rosenmüller & Heinroth, Genkingen 3

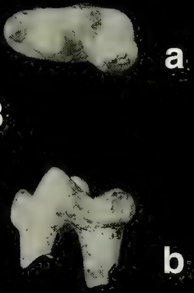
Fig. 3. D_4 sin., a. occlusal, b. labial; SMNS 33566.5. – Ca. x1,5.
Fig. 4. D_4 dext., a. occlusal, b. lingual; SMNS 33566.6. – Ca. x1,5.
Fig. 5. M_2 sin. occlusal; SMNS 33566.12. – Ca. x1,5.
Fig. 6. M_2 dext., occlusal; SMNS 33566.13. – Ca. x1,5.
Fig. 7. M_2 dext., occlusal; SMNS 33566.15. – Ca. x1,5.
Fig. 8. M^1 sin., occlusal; SMNS 33566.21. – Ca. x1,5.



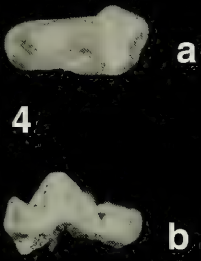
1



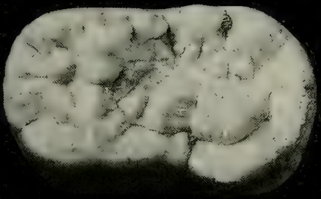
2



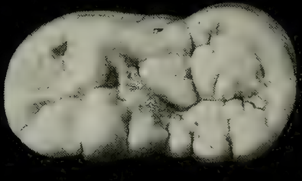
3



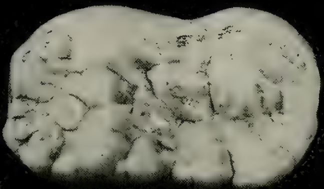
4



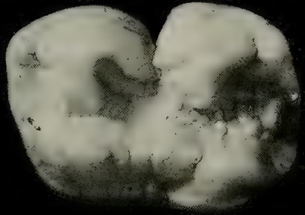
5



6



7



8

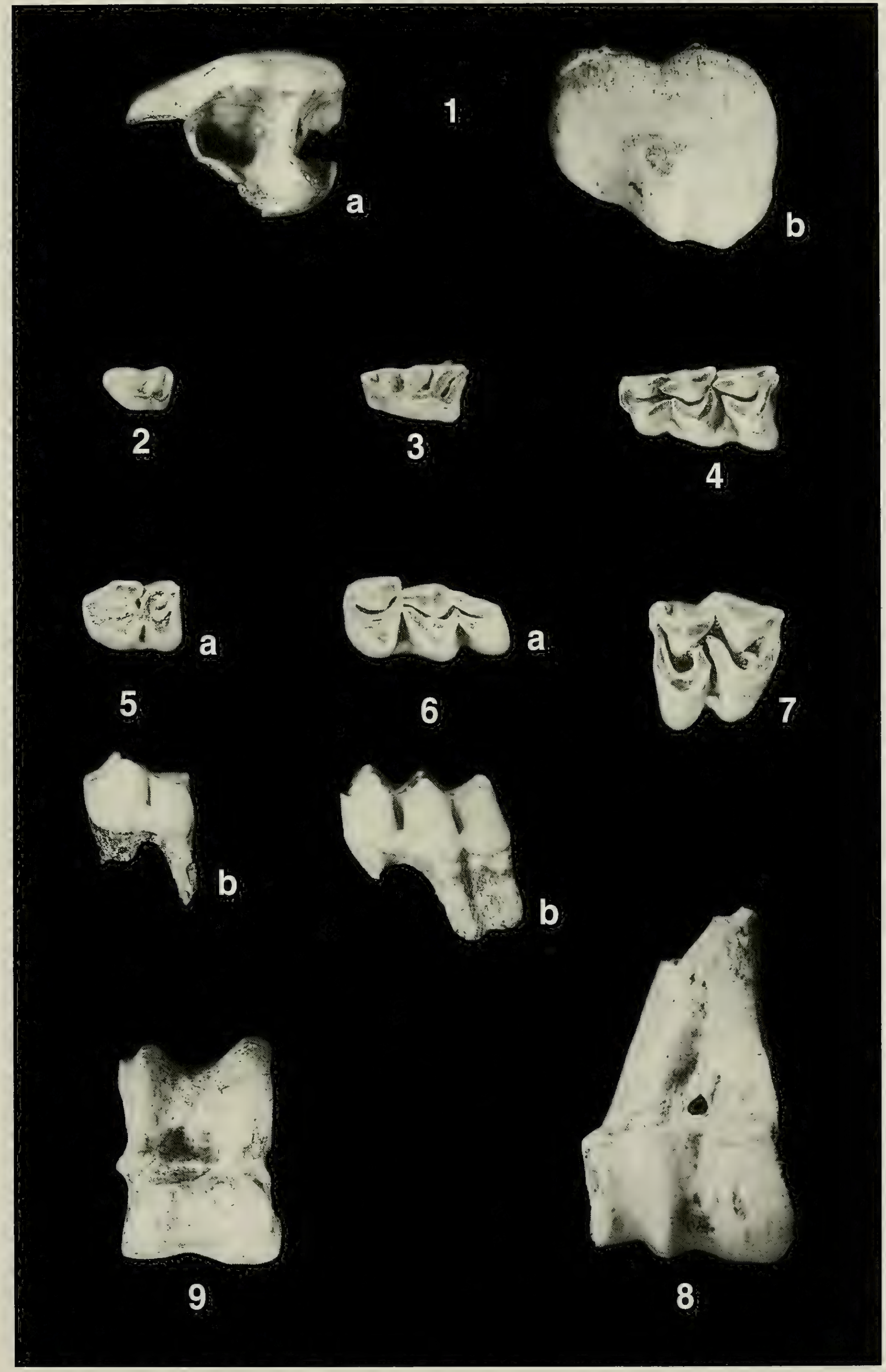
Tafel 2

Stephanorhinus kirchbergensis (JÄGER), Genkingen 2

Fig. 1. D^1 sin., a. occlusal, b. labial; SMNS 33541.3. – Ca. x1,5.

Capreolus capreolus (LINNÉ), Genkingen 2

Fig. 2. D_2 sin., occlusal; SMNS 33542.1. – Ca. x1,5.
Fig. 3. D_3 sin., occlusal; SMNS 33542.2. – Ca. x1,5.
Fig. 4. D_4 sin., occlusal; SMNS 33542.3. – Ca. x1,5.
Fig. 5. P_4 sin., a. occlusal, b. labial; SMNS 33542.4. – Ca. x1,5.
Fig. 6. M_3 sin., a. occlusal; b. labial; SMNS 33542.6. – Ca. x1,5.
Fig. 7. $M^{1/2}$ sin., occlusal; SMNS 33542.10. – Ca. x1,5.
Fig. 8. Humerus dist. dext., cranial; SMNS 33542.16. – Ca. x1.
Fig. 9. Astragalus sin., dorsal; SMNS 33542.24. – Ca. x1.


1
a
b
2
3
4
a
5
a
6
7
b
b
9
8

Tafel 3

Sicista betulina (Pallas) vel *subtilis* (Pallas), Genkingen 2

Fig. 1. M^2 dext., occlusal; SMNS 33543.1. – Ca. x25.
Fig. 2. M^2 dext., occlusal; SMNS 33543.2. – Ca. x25.

Muscardinus avellanarius (Linné), Genkingen 2

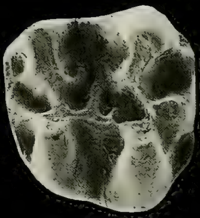
Fig. 3. M_2 sin., occlusal; SMNS 33544.B1. – Ca. x25.
Fig. 4. M^1 sin., occlusal; SMNS 33544.E1. – Ca. x25.
Fig. 5. M^2 sin., occlusal; SMNS 33544.F1. – Ca. x25.

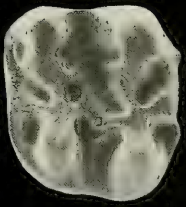
Lemmus lemmus (Linné) vel *Myopus schisticolor* (Lilljeborg), Genkingen 2

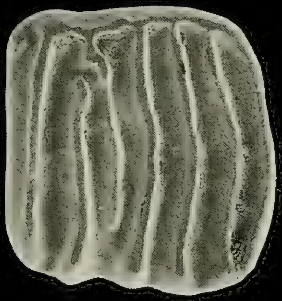
Fig. 6. M_1 dext., occlusal; SMNS 33547.B2. – Ca. x15.

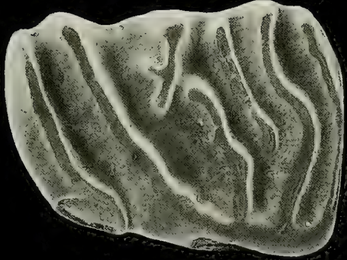
Clethrionomys glareolus (Schreber), Genkingen 2

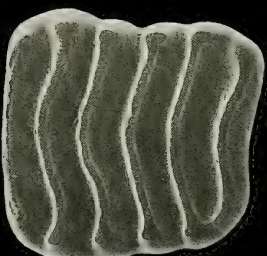
Fig. 7. M_1 sin., occlusal; SMNS 33548.A1. – Ca. x20.
Fig. 8. M_1 sin., occlusal; SMNS 33548.A2. – Ca. x20.
Fig. 9. M_1 sin., occlusal; SMNS 33548.C17. – Ca. x20.

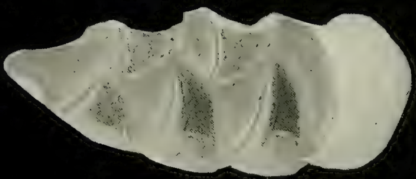

1

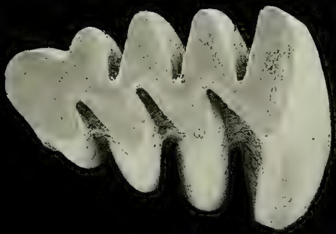

2

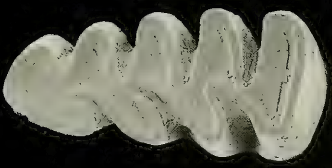

3

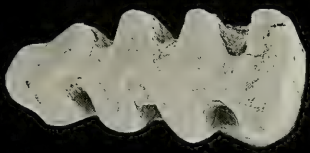

4


5


6


7


8


9

Tafel 4

Cricetus major WOLDŘICH, Genkingen 2

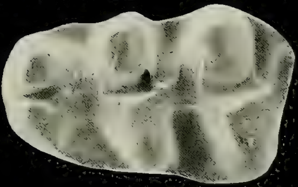
Fig. 1. M_1 sin., occlusal; SMNS 33545.A1. – Ca. x10.
Fig. 2. M_2 sin., occlusal; SMNS 33545.C1. – Ca. x10.
Fig. 3. M_3 sin., occlusal; SMNS 33545.E5. – Ca. x10.
Fig. 4. M^1 sin., occlusal; SMNS 33545.G3. – Ca. x10.
Fig. 5. M^2 sin., occlusal; SMNS 33545.H3. – Ca. x10.
Fig. 6. M^3 dext., occlusal; SMNS 33545.K1. – Ca. x10.

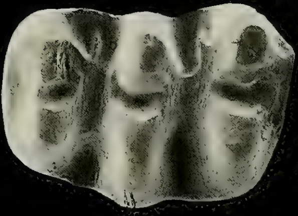
Cricetus cricetus (LINNÉ), Genkingen 2

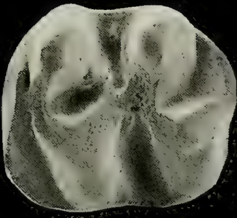
Fig. 7. M_3 sin., occlusal; SMNS 33546.E12. – Ca. x10.

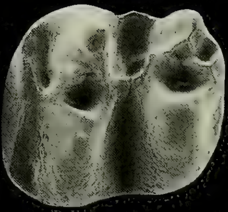
Arvicola cantiana (HINTON) – *terrestris* (LINNÉ), Genkingen 2

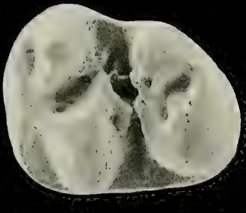
Fig. 8. M_1 sin., occlusal; SMNS 33551.A3. – Ca. x15.
Fig. 9. M_1 sin., occlusal; SMNS 33551.A10. – Ca. x15.

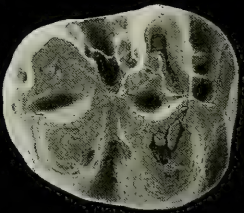

1

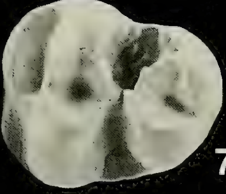

4

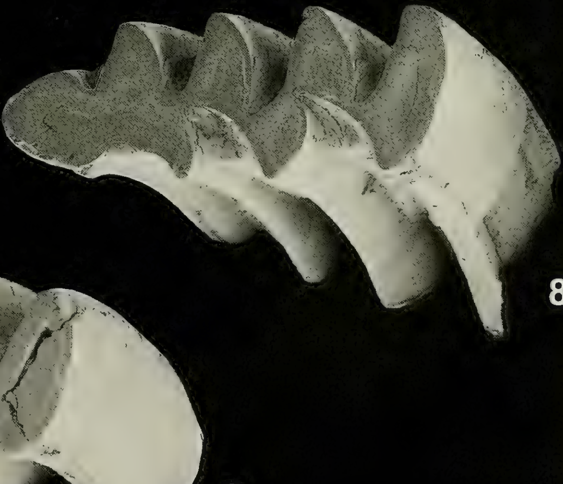

2

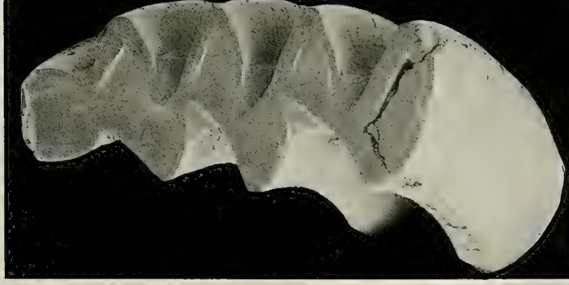

5


3


6


7


8


9

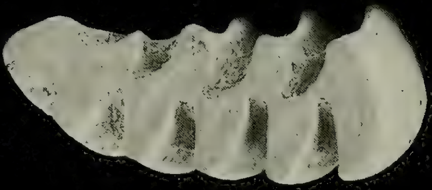
Tafel 5

Microtus (*Pitymys*) *subterraneus* (de Sélys-Longchamps), Genkingen 2

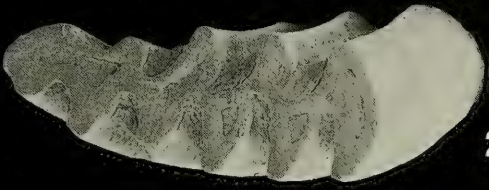
Fig. 1. M_1 dext., occlusal; SMNS 33557.C5. – Ca. x20.
Fig. 2. M_1 dext., occlusal; SMNS 33557.C6. – Ca. x20.

Microtus arvalis (Pallas) und *Microtus agrestis* (Linné), Genkingen 2

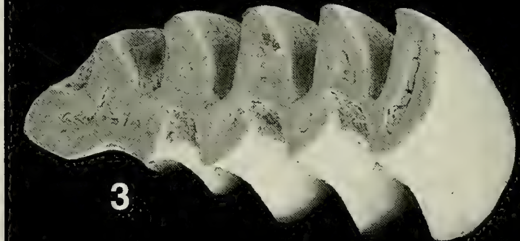
Fig. 3. M_1 sin., occlusal; SMNS 33558.A1. – Ca. x20.
Fig. 4. M_1 sin., occlusal; SMNS 33558.A8. – Ca. x20.
Fig. 5. M^2 sin., occlusal, mit *agrestis*-Schlinge; SMNS 33562.A1. – Ca. x20.
Fig. 6. M^2 sin., occlusal, ohne *agrestis*-Schlinge; SMNS 33562.B1. – Ca. x20.



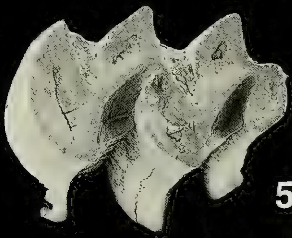
1



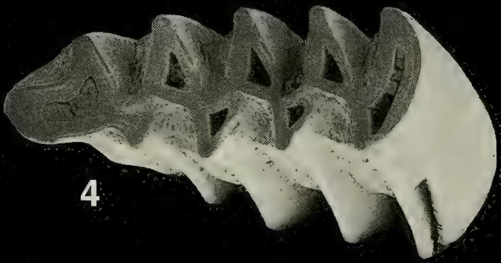
2



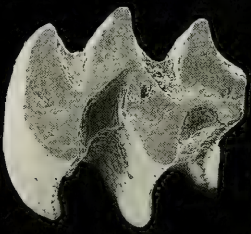
3



5



4

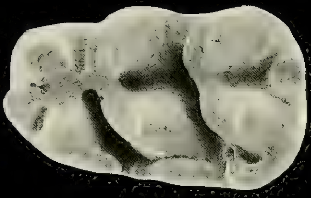


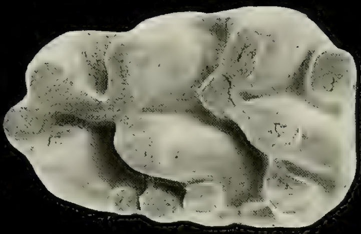
6

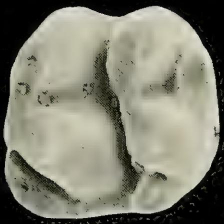
Tafel 6

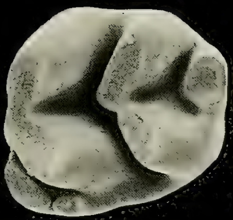
Apodemus sylvaticus (LINNÉ), Genkingen 2

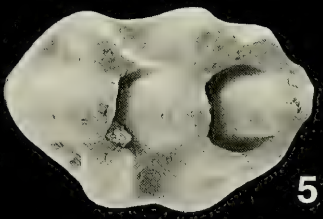
Fig. 1. M_1 sin., occlusal; SMNS 33564.A1. – Ca. x25.
Fig. 2. M_1 sin., occlusal; SMNS 33564.A7. – Ca. x25.
Fig. 3. M_2 sin., occlusal; SMNS 33564.C1. – Ca. x25.
Fig. 4. M_2 sin., occlusal; SMNS 33564.C8. – Ca. x25.
Fig. 5. M^1 sin., occlusal; SMNS 33564.G2. – Ca. x25.
Fig. 6. M^1 sin., occlusal; SMNS 33564.G6. – Ca. x25.
Fig. 7. M^2 sin., occlusal; SMNS 33564.I1. – Ca. x25.
Fig. 8. M^2 sin., occlusal; SMNS 33564.K6. – Ca. x25.

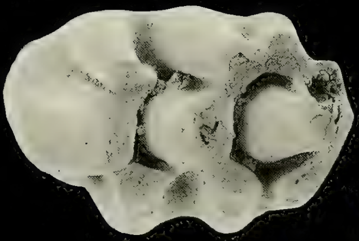

1

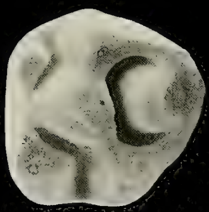

2

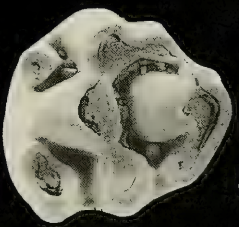

3


4


5


6


7


8

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QE
1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 235	8 pp., 4 figs.	Stuttgart, 30. 12. 1995

A specimen of *Trachyteuthis* (Coleoidea) with fins from the Upper Jurassic of Solnhofen (Bavaria)

By D. T. Donovan, London

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

With 4 figures

Summary

A specimen of the Upper Jurassic coleoid genus *Trachyteuthis* which has fin musculature preserved is described for the first time. The detailed arrangement of fin muscles is similar to that of living Coleoidea. The shape and location of the fin argues against *Trachyteuthis* being a sepiid. The type species of *Trachyteuthis* is discussed.

Zusammenfassung

Erstmals wird aus der Gattung *Trachyteuthis* (Coleoidea, Oberjura) ein Exemplar mit erhaltener Flossenmuskulatur beschrieben. Die bis in feine Details erkennbare Anordnung der Muskeln ähnelt der heute lebender Coleoiden (Tintenfische). Form und Lage der Flossen sprechen gegen eine Zugehörigkeit von *Trachyteuthis* zu den Sepien; die Familienzuordnung bleibt unsicher. Die Typusart von *Trachyteuthis* wird erörtert.

1. Nomenclature and systematics

The genus *Trachyteuthis* was proposed in an anonymous letter to the editor of the Neues Jahrbuch (Meyer, 1846), known to have been written by Hermann von Meyer, as stated in Meyer (1855). The genus was introduced as follows: „Die Schulpen, welche der in der lebenden Sepie am ähnlichsten sind, sind davon so sehr verschieden, daß sie in ein eigenes Genus gebracht werden müssen, das ich Trachyteuthis nenne. Die Sammlung zu Ansbach besitzt ausgezeichnete Schulpen zweier Spezies der Art, die ich als Trachyteuthis oblonga und T. ensiformis bezeichne; letzter scheint ein bei Münster (H. VII, t. 9, f. 3) abgebildetes Fragment anzugehören; erste Spezies ist in Münster's Heften nicht enthalten.“

Trachyteuthis oblonga und *T. ensiformis* were both new specific names. *T. oblonga* is a nomen nudum and is thus not available. *T. ensiformis* is accompanied by an indication, in the form of the reference to Münster's figure, and is thus available and becomes the type species by monotypy. Doyle et al. (1994) designated *T. ensiformis* as type species but this action was, in fact, superfluous. Doyle et al. (1994) designated the original of Münster (1846, pl. 9, fig. 3), the only figured syntype, as Lectotype of the type species.

Trachyteuthis hastiformis (Rüppell, 1829) was stated to be the type species by Bülow-Trummer (1920: 248), followed by Engeser (1988: 58), but was not an originally included nominal species.

The genus *Coccoteuthis* was proposed by Owen (1855) with the type species by monotypy *C. latipinnis* from the English Kimmeridge Clay. It is a subjective synonym of *Trachyteuthis*, as recognised by Bülow-Trummer (1920) and by Engeser (1988). Crick (1896) argued that *Coccoteuthis* was the correct name because Meyer did not fully describe his genus until 1855 (Meyer, 1855). As noted above, however, *Trachyteuthis* is valid with priority from 1846.

A number of different specific names were proposed for forms of *Trachyteuthis* from the Solnhofener Plattenkalk by nineteenth century authors. The number of species was reduced to five by Bülow-Trummer (1920) and to one by Engeser (1988) who regarded all later names as synonyms of *T. hastiformis* (Rüppell, 1829). In the absence of a study of variation in *Trachyteuthis* from the Solnhofener Plattenkalk it is impossible to decide whether one or more species are present, although certainly most of the nineteenth century names will prove to be synonyms.

2. Soft parts of *Trachyteuthis*

General

Transversely striated muscular mantle tissue is fairly commonly observed in association with *Trachyteuthis* gladiuses. It is a plesiomorphic character for Coleoidea (Kear et al., 1995).

Two specimens have been described with the arm crown preserved. One is in the British Museum (Natural History) Reg. no. C5775 and was described by Crick (1896). It is further discussed below. The other was figured by Abel (1922) and by Müller (1963). It was stated to be in the Vienna University teaching collection by Abel (1922) and in the Haus der Natur, Salzburg, by the firm of Franz Weigert (Neuburg an der Donau) who supply replicas. The first specimen shows seven or eight arms (Crick thought eight) and the second at least five. In both specimens the arms are thinner and longer than in most living Sepiidae. Probable traces of suckers are visible in both specimens. There are no arm hooks. No tentacles have been observed in fossil *Trachyteuthis*.

Teyler Museum specimen

The specimen is preserved in matrix typical of the Solnhofener Plattenkalk, of Upper Jurassic (Lower Tithonian, “Zeta 2”) stratigraphical age. This formation is variously dated between about -145 and -150 m. y. It occurs in a series of inter-reef basins extending over an area 50 km or more from east to west in Bavaria. The locality of the specimen is not recorded. It is numbered 6022 in the Teyler Museum, Haarlem, Netherlands, and was examined in February, 1990.

The specimen differs from the original figured specimen of *T. hastiformis* Rüppell (1829) in having a gladius with a narrower median tuberculate area, and wings which, although indistinct, appear to extend further along the sides of the gladius (Fig. 2). For this reason it is here regarded as *Trachyteuthis* sp. The specimen is unique in the writer’s experience of examining examples of this genus in European museums

(London, Haarlem, Frankfurt, Munich, Stuttgart, Bonn, Eichstätt, Tübingen) in showing a clearly preserved posterior subterminal fin.

The fossil is raised above the surface of the slab which is probably the lower of the original two slabs. The whereabouts of the counterpart slab is unknown. The fossil is interpreted as the impression of the dorsal surface of the gladius (Fig. 1). The specimen as preserved is 365 mm long, but both anterior and posterior extremities of the gladius are missing.

On the right hand side of the gladius as seen, i. e. the left hand side of the gladius in its original orientation, a fin is clearly preserved. Part of the outline is faintly visible, rather more than half the outline is missing but the original shape can be restored with some confidence (Fig. 2). The fin was lobate, the length greater than the antero-posterior breadth.

The fin appears to have been attached ventral to the wing of the gladius. The musculature of the fin is preserved in detail (Figs. 3, 4). Near the line of attachment to the body the muscle bundles are up to about 1 mm in diameter (as preserved), but they rapidly branch into smaller units, which may branch further although some rejoining also occurs. The muscle bundles near the periphery of the fin are about 0.33 mm to 0.25 mm in diameter. There appears to have been a thickened anterior margin about 6 mm wide.

Anterior to the fin on the same side of the gladius traces of the muscular mantle are present. Transverse striations, characteristic of fossilized coleoid mantle (Kear et al., 1995), are visible in some places. On the other side (left hand as seen) the thickened anterior margin of the other fin of the pair is seen. Fossilized soft tissue is seen posterior to this but detail is not easy to resolve.

Other possible examples of fins in *Trachyteuthis*

An undescribed and unregistered specimen in the British Museum (Natural History) shows indistinct traces of similar structures to those here described at the posterior end on the right side (left as seen on the specimen, which is a gladius seen from the underside).

Crick (1896) described as *Coccoteuthis hastiformis* (Rüppell) var. *minor* Wagner a specimen from the Solnhofener Plattenkalk in the British Museum (Natural History) (no. C5775) which he thought had traces of fins preserved. The specimen has been re-examined by the writer. The alleged fins are areas where the surface of the limestone slab adjoining the fossil is smoother than the usual surface of bedding planes in the Solnhofener Plattenkalk. These smooth areas are carefully described by Crick but are not clearly shown in the illustration to his paper. There is no sign of muscle bundles such as those described here. In the writer's opinion the smooth areas do not represent fins, whatever their significance may be.

3. Discussion

Comparison with modern Decapoda

Fins of the shape described here for *Trachyteuthis* are not the commonest type in living Decapoda, but they are found in several groups – some sepiolids, some cranchiids, *Spirula*, some chiroteuthids, neoteuthids, and histioteuthids. These families

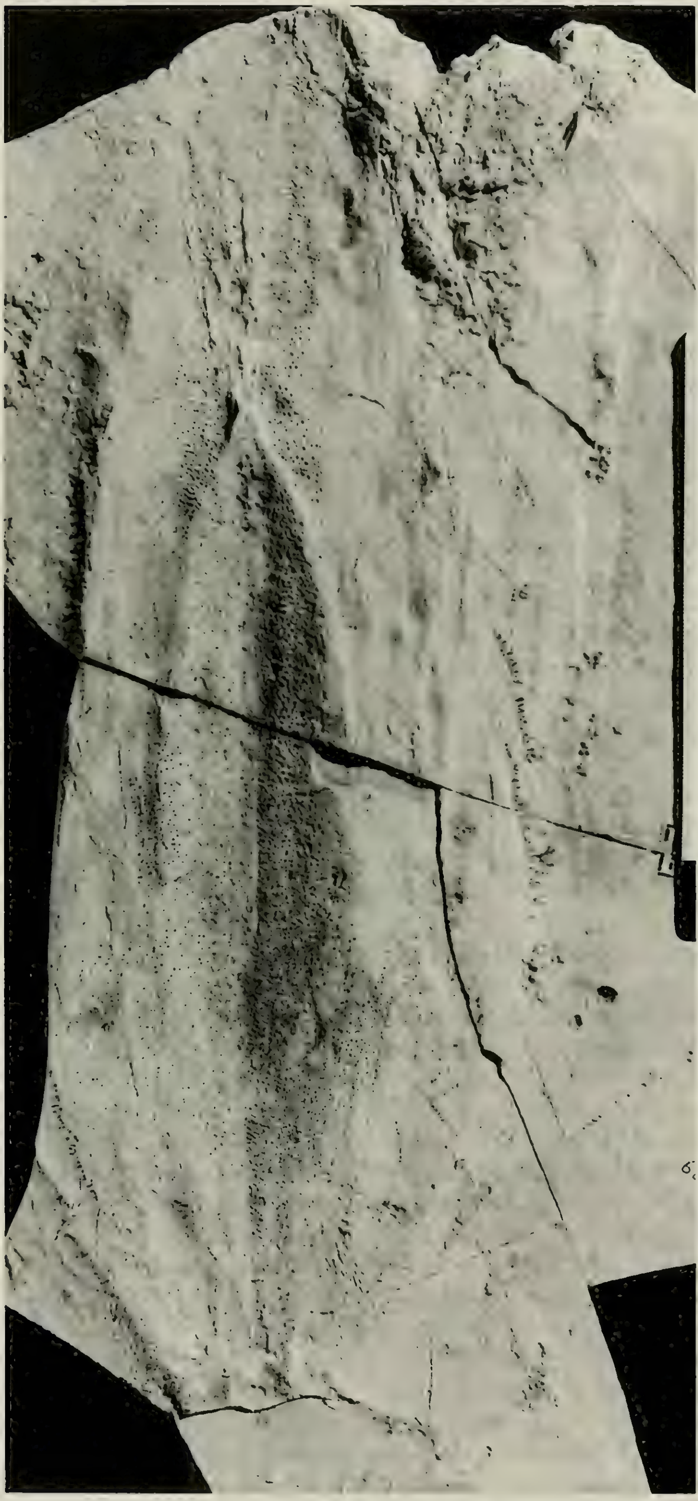


Fig. 1.
Trachyteuthis sp. from the Solnhofener Plattenkalk, Bavaria, Germany. Impression of dorsal surface of gladius with remains of soft tissues. Teyler Museum, Haarlem, Netherlands, no. 6022. – x0,5.

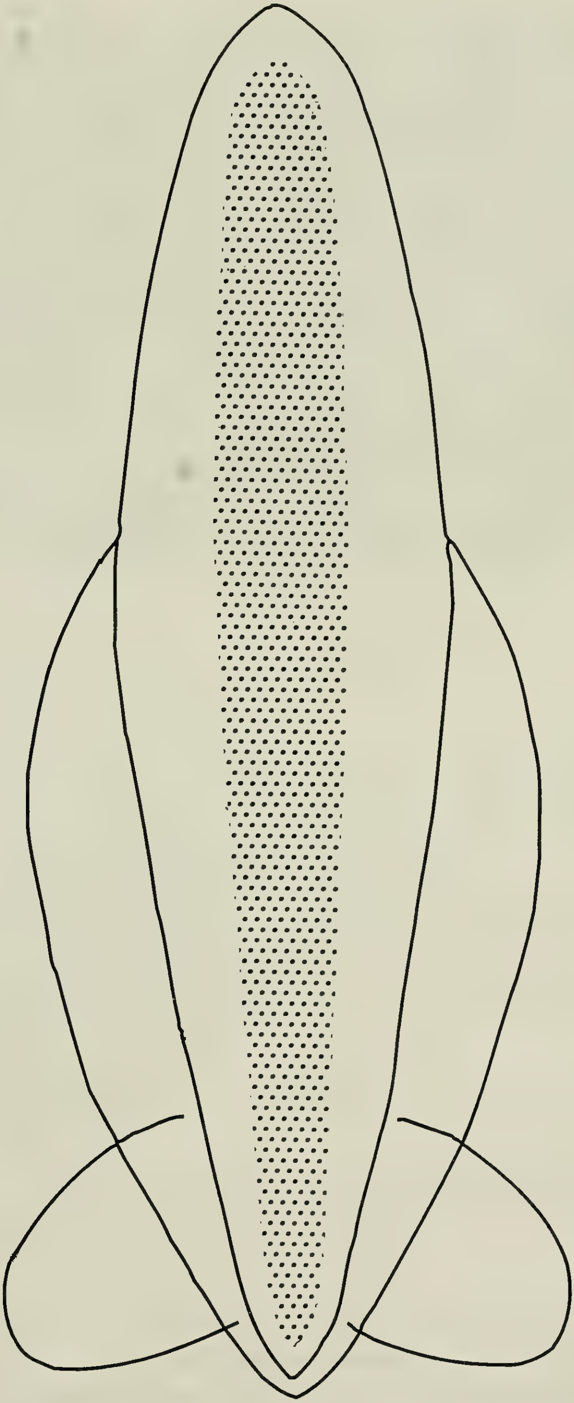


Fig. 2. Restored outline of the gladius of the specimen of *Trachyteuthis* sp. shown in Fig. 1. The outlines of the fins are shown. The shaded area represents the median tuberculate area of the gladius. — Ca. x0,45.

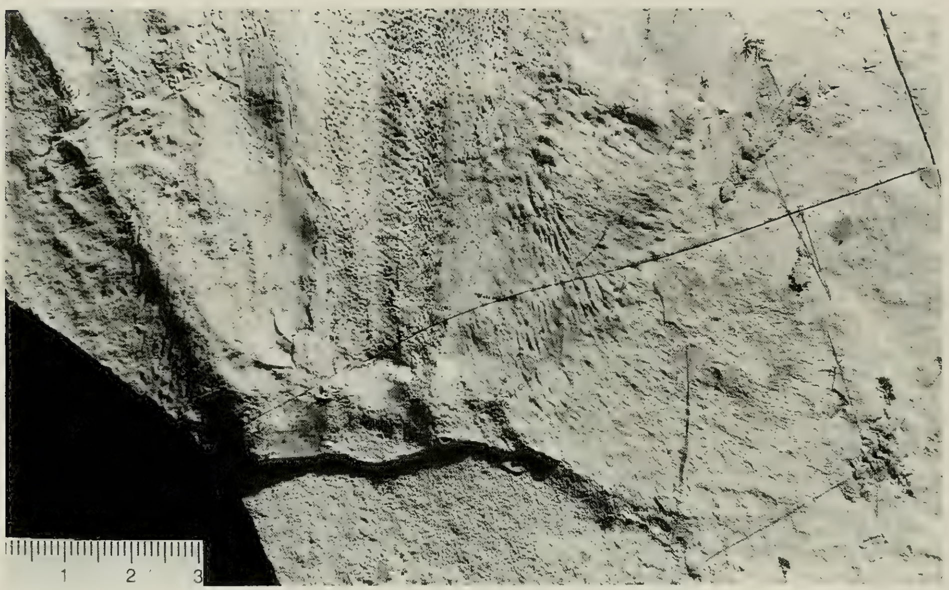


Fig. 3. Part of the specimen shown in Fig. 1, showing the posterior part of the gladius and fin. – x0,9.

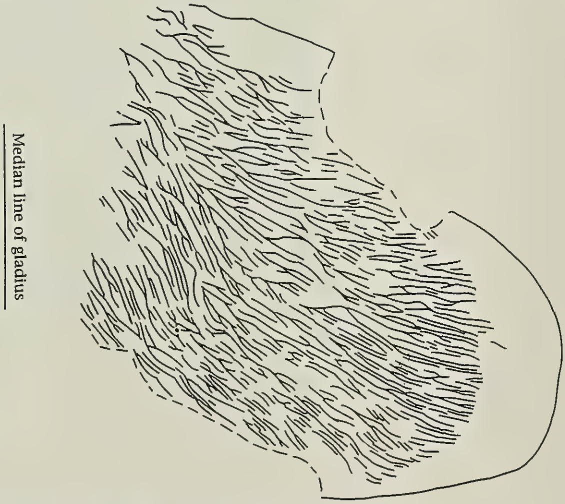


Fig. 4. Slightly restored drawing of the musculature of the fin shown in Fig. 3. – x0,9.

are not regarded as closely related (Clarke, 1988) and fin shape seems unlikely to be a "good" character for indicating phylogenetic affinity.

The musculature of decapod fins is not well described in the literature. Dick Young has kindly examined the fin musculature of several species and reports as follows:

"I have examined briefly the fins of *Euprymna* (sepiolid), *Abralia* (oegopsid) and *Bathyteuthis* (oegopsid or myopsid). They all show a similar pattern. The fin muscle bundles (fin rays) are wider near the attachment of the fin than at the periphery by roughly a factor of two. Since the bundles reach the edge of the fin perpendicular to this edge, the muscles must undergo a great deal of spreading. That is, the length of the attachment is far less than the distance around the periphery of the fin. To obtain the spread the fin rays subdivide and apparently become flatter. In following a single fin ray it can be seen to divide and converge at various points along its path. In spite of all this, the fins give the general impression of having highly parallel rays if not examined too closely. In fins such as those of *Vampyroteuthis* where some of the muscles are not numerous, the subdivision is more obvious."

This description exactly fits the muscle bundles or 'fin rays' observed in the present specimen of *Trachyteuthis.*

Affinities of *Trachyteuthis*

The present writer (Donovan, 1977: 31) interpreted *Trachyteuthis* as a member of Sepiida on the basis of the similarity between the dorsal surface of the gladius, with its median tuberculate area, and the dorsal surface of the cuttlebone of modern *Sepia.* Other authors before and since have rejected this view, regarding *Trachyteuthis* as a teuthid (Jeletzky, 1966) or a vampyromorph (Engeser, 1988). It is true that none of the specimens shows any traces of a phragmocone on the ventral side, although this could be because the Solnhofen environment was unfavourable for the preservation of aragonite. The Oxfordian genus *Voltzia* Schevill (1950), probably a junior subjective synonym of *Trachyteuthis*, was claimed to show a phragmocone in cross section, but this fossil needs re-study.

Hewitt & Wignall (1988) have also shown that there is a compositional difference, the *Trachyteuthis* gladius being composed of francolite as opposed to aragonite in the *Sepia* cuttlebone, though A. Seilacher (personal communication) regards the francolite of the Solnhofen specimens as of early diagenetic origin. Hewitt & Wignall therefore also reject *Trachyteuthis* as a sepiid.

The fin adds to the list of differences between *Trachyteuthis* and living Sepiidae. All the latter have lateral fins which extend the whole length of the body. However, the fin structure here described is a plesiomorphic character for Coleoidea (see below) so that it does not help in deciding the affinities of *Trachyteuthis.*

Evolutionary implications

The arrangement of fin muscles here described is present in *Vampyroteuthis*, cirrate octopods and in decapods (Young & Vecchione, in press; R. E. Young, personal communication). It therefore is a plesiomorphic character assumed to have been already present in the common ancestors of living Coleoidea. The specimen here described shows that this fin structure was present at least as early as the Upper Jurassic (Lower Tithonian, about -145 to -150 m. y.).

Acknowledgements

I thank Mr Joop Van Veen and Mr Lars Van den Hoek Ostende for access to the collections and help at the Teyler Museum. Dr M. K. Howarth has facilitated study of the collections at the British Museum (Natural History). Dr R. E. Young has kindly looked at modern coleoids and provided anatomical details. Mr Toby Stiles printed the photographs.

References

ABEL, O. (1922): Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. viii + 643 pp.; Jena (G. Fischer).

BÜLOW-TRUMMER, E. (1920): Cephalopoda dibranchiata. – Fossilium Catalogus **1**. Animalia, Pars 11. 313 pp.; Berlin (W. Junk).

CLARKE M. R. (1988): Evolution of recent cephalopods – a brief review. – *In*: Clarke & Trueman (eds.): The Mollusca, **12**: pp. 331–340; San Diego (Academic Press).

CRICK, G. C. (1896): On a specimen of *Coccoteuthis hastiformis*, RÜPPELL, sp., from the lithographic stone, Solenhofen, Bavaria. – Geol. Mag., Decade 4, **3**: 439–443; London.

DONOVAN, D. T. (1977): Evolution of the dibranchiate Cephalopoda. – Symp. zool. Soc. Lond., **38**: 15–48; London.

DOYLE, P., DONOVAN, D. T. & NIXON, M. (1994): Phylogeny and systematics of the Coleoidea. – Univ. Kansas paleont. Contr., n. s., **5**: 1–15; Lawrence/Kansas.

ENGESER, T. (1988): Vampyromorpha ("Fossile Teuthiden"). – Fossilium Catalogus **1**. Animalia. Pars 130. 167 pp.; Amsterdam (Kugler).

HEWITT, R. A. & WIGNALL, P. B. (1988): Structure and phylogenetic significance of *Trachyteuthis* (Coleoidea) from the Kimmeridge Clay of England. – Proc. Yorks. geol. Soc., **47**: 149–153; Keyworth/Notts.

JELETZKY, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea. – Univ. Kansas paleont. Contr., Mollusca, **7**: 1–162; Lawrence/Kansas.

KEAR, A. J., BRIGGS, D. E. G. & DONOVAN, D. T. (1995): Decay and fossilization of non-mineralized tissue in coleoid cephalopods. – Palaeontology, **38**: 105–131; London.

MEYER, H. v. (1846): [Mittheilung an Professor Bronn gerichtet.] – Neues Jb. Min. Geogn. Geol. Petrogr., **1846**: 596–599; Stuttgart.

– (1855): Trachyteuthis ensiformis aus dem lithographischen Schiefer in Bayern. – Palaeontographica, **4**: 106–109; Stuttgart.

MÜLLER, A. H. (1963): Lehrbuch der Palaeozoologie. xiv + 387 pp.; Jena (G. Fischer).

MÜNSTER, G. v. (1846): Ueber die schalenlosen Cephalopoden des oberen Juragebirgs, der lithographischen Kalkschiefer in Bayern. – Beitr. Petrogr., **8**: 51–66; Stuttgart.

OWEN, R. (1855): Notice of a new species of an extinct genus of dibranchiate cephalopod (Coccoteuthis latipinnis) from the Upper Oolitic shales at Kimmeridge. – Quart. J. geol. Soc. Lond., **11**: 124–125; London.

RÜPPELL, E. (1829): Abbildung und Beschreibung einiger neuen oder wenig gekannten Versteinerungen aus der Kalkschieferformation von Solnhofen. 12 pp.; Frankfurt am Main (Brönner).

SCHEVILL, W. E. (1950): An Upper Jurassic sepioid from Cuba. – J. Paleont., **24**: 99–101; Tulsa/Oklahoma.

YOUNG, R. E. & VECCHIONE, M. (in press): Analysis of morphological characters to determine ordinal relationships of extant cephalopods.

Author's address: D. T. Donovan, Department of Geological Sciences, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, U.K.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

1
s937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 236	12 S., 7 Abb.	Stuttgart, 15. 2. 1996

Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Württemberg)

Dragon-flies from the Lithographic Limestone of Nusplingen (Upper Jurassic, Late Kimmeridgian, Württemberg)

Von Günter Schweigert, Gerd Dietl, Martin Kapitzke, Markus Rieter, Stuttgart, und Rolf Hugger, Albstadt

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

Mit 7 Abbildungen

Abstract

The first records of insects are described from the late Jurassic Nusplingen Lithographic Limestone. Three species of dragon-flies are reported: *Libellulium longialatum* (Germar), *Aeschnidium densum* (Hagen), and *Urogomphus giganteus* (Germar). The very good preservation of the latter gives evidence for its attribution to the Aeschnidiidae Handlirsch. The dragon-flies from Nusplingen are assumed to have lived on islands in the near surroundings of the finding site.

Zusammenfassung

Aus dem Nusplinger Plattenkalk werden erstmals Insektenreste beschrieben. Es handelt sich um Libellen der Arten *Libellulium longialatum* (Germar), *Aeschnidium densum* (Hagen) und *Urogomphus giganteus* (Germar). Letztere stellt den bislang besterhaltenen Fund der Art dar, wodurch eine systematische Zuordnung zu den Aeschnidiidae Handlirsch gestützt wird. Die Nusplinger Libellen dürften auf Inseln in der unmittelbaren Umgebung des Ablagerungsraums der Plattenkalke gelebt haben.

1. Einleitung

Auf der Schwäbischen Alb gibt es im Gegensatz zu den ausgedehnten Vorkommen im Oberjura der Frankenalb („Solnhofener Plattenkalk“) nur ein einziges fossilführendes Plattenkalk-Vorkommen, das auf dem „Westerberg“ bei Nusplingen (Blatt 7819 Meßstetten). Dieses Plattenkalk-Vorkommen, das durch eine Massenkalkschwelle zweigeteilt ist, wird seit 1993 vom Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart intensiv untersucht, wobei an zwei Stellen Grabungen stattfinden. Der bisherige, seit der Bekanntgabe des Vorkommens durch Quenstedt (1843) vorliegende

Kenntnisstand über die Genese des Vorkommens und die darin enthaltenen Fossilien wurde von Westphal (1992) zusammengefaßt. Über Neufunde und erste vorläufige Ergebnisse bei den aktuellen Grabungen berichten Dietl et al. (1995a, b im Druck).

In den Nusplinger Plattenkalken waren Insektenfunde bisher völlig unbekannt. Fraas (1855: 89) glaubte zwar anfänglich, eine Anzahl Insektenreste vorliegen zu haben, doch erkannte er all diese Funde mit Ausnahme eines fraglichen Käferrests als nicht zu den Insekten gehörig. Auf diese Quelle bezieht sich offensichtlich die Angabe über Insektenfunde bei Fahrion (1937: 62). Der Käferrest stellte sich jetzt nach neuerlicher Prüfung des noch vorhandenen Belegstücks als fragmentarisch erhaltener Rest einer *Araucarites*-Zapfenschuppe heraus, wie sie im Nusplinger Plattenkalk nicht selten sind (Mutschler 1927: 34). Das Fehlen der Insektenreste erschien insofern erstaunlich, als im Nusplinger Plattenkalk Reste von Landpflanzen zu den häufigen Fossilien gehören, und aus den jüngeren Plattenkalken der Solnhofen-Formation auf der Frankenalb eine Vielzahl von Insekten beschrieben wurden. Andererseits wurden aus den gleichfalls berühmten Plattenkalken von Cerin in Ostfrankreich trotz systematischer wissenschaftlicher Grabungen bis heute keinerlei Insektenreste bekannt (Bernier 1985: 56), ohne daß man die Gründe hierfür kennt.

Bei den neuen Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums kamen nun doch erstmals Insekten, nämlich drei Libellenreste zum Vorschein, über die bereits kurz berichtet wurde (Dietl et al. 1995a).

Dank

Für wichtige Auskünfte, die Möglichkeit zur Sichtung von Originalmaterial und Unterstützung bei der Beschaffung von Literatur danken wir den Herren Dr. G. Schairer, Dr. P. Wellnhofer und Dr. W. Werner (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie u. historische Geologie München). Die fotografischen Aufnahmen verdanken wir Frau R. Harling (SMNS).

2. Zur Fundschicht der Libellenreste

Alle drei Libellenreste stammen aus der Grabung im Nusplinger Steinbruch („Geologischer Steinbruch“). Im Nusplinger Steinbruch fanden alle früheren Grabungen, auch jene aus dem letzten Jahrhundert, statt. Nach Auswertung einer im Auftrag des Geologischen Landesamts Baden-Württemberg abgeteuften Bohrung steht im Steinbruch ein jüngerer Abschnitt des dort etwa 10 Meter mächtigen Plattenkalk-Profils an. Der Nusplinger Plattenkalk gehört biostratigraphisch nach der darin enthaltenen Ammonitenfauna (u. a. *Lithacoceras ulmense*) in die Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgiums, ist also älter als die klassischen untertithonischen Solnhofener Plattenkalke der Frankenalb (vgl. Schweigert & Zeiss *in*: Leinfelder et al. 1994). Das Profil ist durch in die eigentlichen Plattenkalke eingelagerte dickere Kalkbänke gegliedert (vgl. Aldinger 1930). Bei diesen handelt es sich meist um gradierte Brekzien, die sedimentologische Merkmale von Turbiditen aufweisen (Meischner 1964).

Die Libellenfunde stammen alle aus demselben Plattenkalkpaket, dem Plattenkalk „D“ nach der Aldingerschen Terminologie (Abb. 1), allerdings von verschiedenen Schichten im oberen Bereich dieses Plattenkalkabschnitts. Im abgebauten Teil des Nusplinger Steinbruchs war dieser Abschnitt auffällig dunkel gefärbt und stark bituminös, also noch nicht oxidiert. Darin enthaltene Pflanzenreste sind noch in kohliger Substanz erhalten, während in vielen anderen Plattenkalk-Schichten nur Abdrücke

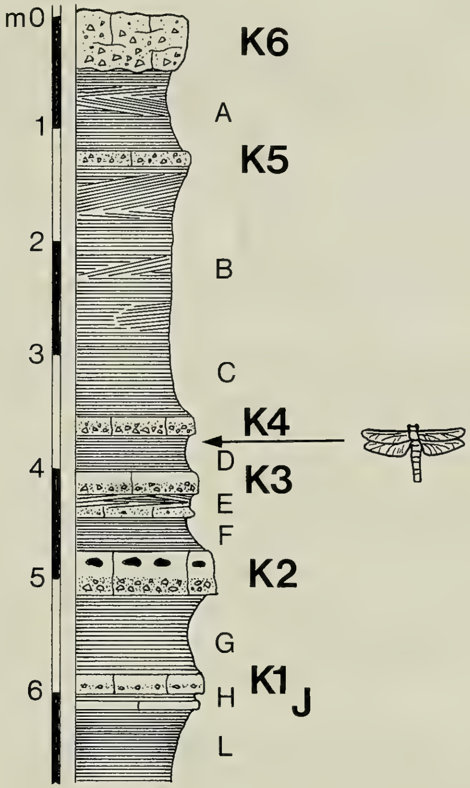


Abb. 1. Profil des Nusplinger Plattenkalks im Nusplinger Steinbruch (nach ALDINGER 1930) mit Lage der Libellen-Fundschicht.

ohne organische Substanz vorliegen. Auch die organische Substanz der Libellenreste ist noch erhalten. An weiteren Fossilfunden aus der Fundschicht D liegen Ammoniten, Aptychen, Belemniten, 1 Schulp von *Trachyteuthis*, eine Reihe von Fischresten, 1 Haizahn der Gattung *Eonotidanus*, bislang unbestimmte, nur in dieser Schicht vorkommende Krebse und Koprolithen (*Lumbricaria*) vor. Austern kommen gelegentlich als Aufwuchs auf Ammonitengehäusen vor. Besonders bemerkenswert sind Reste von Ammoniten mit in der Wohnkammer erhaltenem Oberkiefer neben den Aptychen, ein *Neochetoceras rebouletianum* mit erhaltenem Mageninhalt, der aus zerbissenen, kleinen Aptychen besteht, sowie ein zerfallener Rest eines Belemnitentiers mit der Armkrone aus kleinen Häkchen und zwei Onychiten.

3. Systematik

Ordnung Odonata FABRICIUS 1793
Unterordnung Anisoptera SELYS-LONGCHAMPS 1854
Familie Petaluridae NEEDHAM 1903

Gattung *Libellulium* WESTWOOD 1854

Typusart: *Libellulium agrias* WESTWOOD.

Libellulium longialatum (GERMAR)

Abb. 2–3

*1839 *Libellula longialata* MÜNST. – GERMAR, S. 216, Taf. 23, Fig. 15.
1906 *Cymatophlebia longialata* GERMAR. – HANDLIRSCH, S. 591, Taf. 47, Fig. 13–15. – [Mit Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]
1968 *Cymatophlebia longialata* MÜNST. – LEICH, S. 92–93.
v1978 *Libellulium longialatum* (GERMAR). – BARTHEL, S. 236, Taf. 15, Fig. 1.
1985 *Libellulium longialatum* (GERMAR). – FRICKHINGER, S. 262.
1994 *Libellulium longialatum* (GERMAR) 1839. – FRICKHINGER, S. 135, Fig. 252.

Die paarig erhaltenen, sich im proximalen Bereich teilweise überlagernden Vorderflügel sind in überaus zarter, kohliger Erhaltung auf einer Plattenoberfläche überliefert. Die Substanz befindet sich ausschließlich auf der Liegendplatte, während auf der Gegenplatte nicht der geringste Abdruck vorhanden war. Die Flügel besitzen eine Länge von 62 mm, was einer Flügelspannweite von etwa 127 mm entspricht.

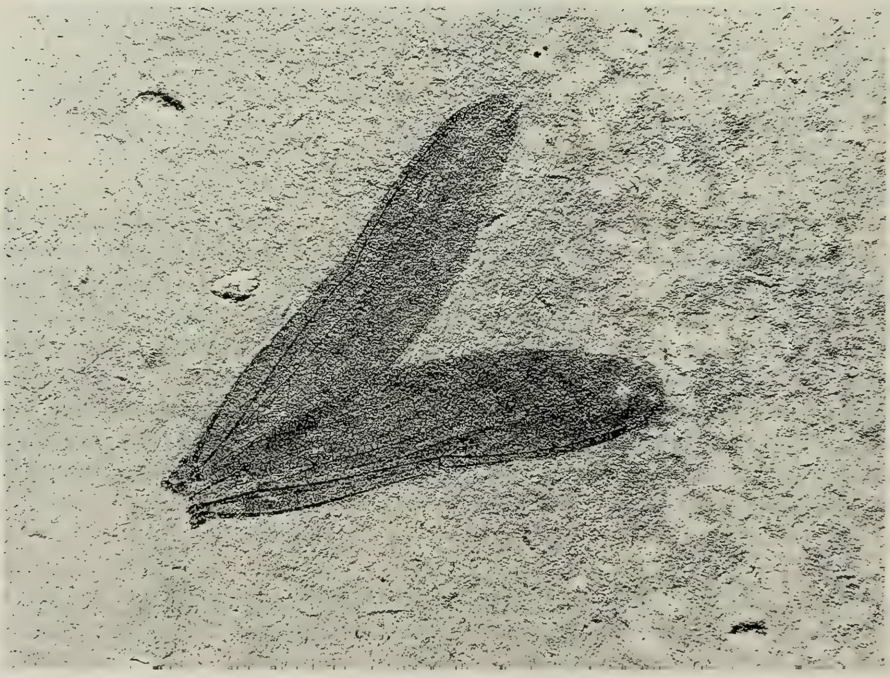


Abb. 2. *Libellulium longialatum* (GERMAR), Oberkimmeridgium, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15 cm von oben, Grabung 1994, SMNS 62662. – x1.

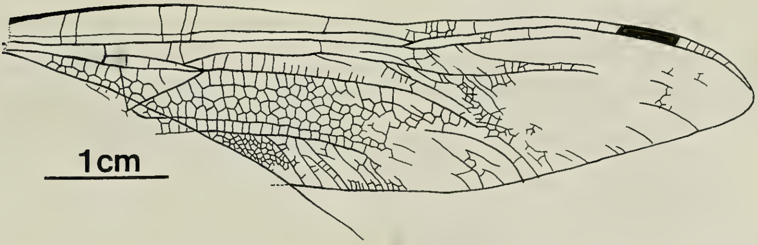


Abb. 3. *Libellulium longialatum* (Germar), Flügeladerung des rechten Vorderflügels. Oberkimmeridgium, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15 cm von oben, Grabung 1994, SMNS 62662.

Die Flügelnervatur ist partiell in Substanz erhalten. Ihre Charakteristika, wie die Ausbildung des Triangulums und des Pterostigmas neben der Größe und Umrißform der Flügel stimmen trotz des Altersunterschieds vollständig mit der aus dem Solnhofener Plattenkalk gut bekannten Art überein. Die Art ist Typusart der Gattung *Cymatophlebia* Deichmüller 1886, die aber nach Fraser (1957: 95) mit der bereits 1854 von Westwood aufgestellten Gattung *Libellulium* synonym ist.

Familie Aeschnidiidae Handlirsch 1906

Gattung *Aeschnidium* Westwood 1854

Typusart: *Aeschnidium bubas* Westwood.

Aeschnidium densum (Hagen)

Abb. 4

*1862 *Libellula densa* Hag. – Hagen, S. 107.
1906 *Aeschnidium densum* Hagen. – Handlirsch, S. 594, Taf. 47, Fig. 16–17. – [Mit Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]
?1985 *Aeschnidium densum* (Hagen). – Frickhinger, S. 263 unten.

Ein einzelner, recht derb erscheinender Hinterflügel lag gleichfalls auf einer aufspaltenden Schichtfläche. Bei der Spaltung der Platte zerbrach der vorher nicht sichtbare Flügel. Dabei gingen kleine Teile des ursprünglich vollständigen Flügels im Bereich des Nodums verloren. *Aeschnidium densum* weist eine ungewöhnlich dichte Aderung auf. Der Flügel ist 42 mm lang und 16 mm breit. Das Triangulum ist etwa doppelt so hoch wie breit und entspricht gut der Darstellung bei Handlirsch (1906). Die dichte Aderung ist charakteristisch für die Familie Aeschnidiidae. Fraser (1957: 104) gruppierte die Art aufgrund der Übereinstimmungen im prinzi-

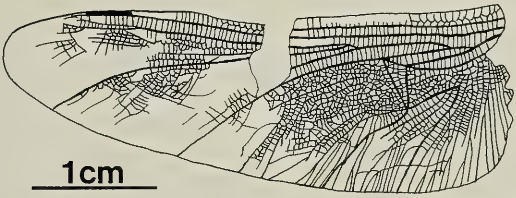


Abb. 4. *Aeschnidium densum* (Hagen), Flügeladerung eines Hinterflügels. Oberkimmeridgium, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 10 cm von oben, Grabung 1994, SMNS 62661.

piellen Bau der Flügeladerung in die rezente Familie Cordulegasteridae ein, die wahrscheinlich enge Beziehungen zu den fossilen Formen besitzt. Eine vergleichbar dichte Flügeladerung ist in dieser Familie jedoch nicht entwickelt.

Gattung *Urogomphus* HANDLIRSCH 1906

Typusart: *Aeschna gigantea* GERMAR.

Urogomphus giganteus (GERMAR)

Abb. 5–6

v*1839 *Aeschna gigantea* MÜNST. – GERMAR, S. 216, Taf. 23, Fig. 14; non Fig. 13, 14a.
v1906 *Urogomphus giganteus* GERMAR. – HANDLIRSCH, S. 595, Taf. 47, Fig. 18 [mit Synonymie bis zu diesem Zeitpunkt]
v1906 *Urogomphus eximius* HAGEN. – HANDLIRSCH, S. 595, pars.
?1985 *Urogomphus giganteus* CARPENTER. – FRICKHINGER, S. 260 unten.
1994 *Urogomphus giganteus* (GERMAR) 1839. – FRICKHINGER, S. 138, Fig. 263.
v1995 *Urogomphus*. – DIETL et al., S. 171 oben.

Urogomphus giganteus (GERMAR) ist neben *Aeschnogomphus intermedius* (HAGEN) eine der größten bekannten Libellenarten aus dem Oberjura (vgl. FÖRSTER 1985). COWLEY (1934: 253) legte *Aeschna gigantea* (GERMAR) als Typusart der Gattung *Urogomphus* fest. Das vorliegende Exemplar besitzt eine Flügelspannweite von 157 mm. HANDLIRSCH (1906: 595) gibt sogar eine Flügellänge der Art zwischen 90 und 95 mm an. Zwar stellte er noch eine weitere Art, *Urogomphus eximius* (HAGEN), zu dieser Gattung, bemerkte aber selbst, daß es sich dabei eventuell nur um kleine Individuen von *Urogomphus giganteus* handelt. Die von HANDLIRSCH (1906) mit Vorbehalt zu *Urogomphus* gestellte Art *U. abscissus* (HAGEN) beruht auf einem nicht artlich ansprechbaren Stück. Für HAGEN (1862: 107) ist als unterscheidendes Merkmal von *eximius* gegenüber *giganteus* nicht so sehr die geringere Größe, als vielmehr das angebliche Fehlen einer Legeröhre bei weiblichen Individuen angeführt, was HANDLIRSCH (1906) jedoch als nicht zutreffend korrigiert. Von den ursprünglich 3 Syntypen sind in München nur noch 2 vorhanden. Davon gehört eines mit Sicherheit zu *U. giganteus*, während das andere sich durch mehrere deutlich abgegrenzte supplementäre Radialfelder unterscheidet. Letztere sind beim Nusplinger *Urogomphus*-Fund nicht vorhanden, lediglich die Größe stimmt ungefähr überein. Wie man bei zahlreichen rezenten Libellenarten unschwer feststellen kann, ist die Anmerkung von FRICKHINGER (1985: 259), adulte Libellen würden eine konstante Flügelspannweite aufweisen, keinesfalls zutreffend, und so ist gerade bei großwüchsigen Arten ohne weiteres mit einer erheblichen Variationsbreite zu rechnen.

Von den ursprünglich von GERMAR (1839) zu dieser Art gestellten Stücken ist das auf Taf. 23, Fig. 14 abgebildete als Lectotypus zu betrachten, nachdem HAGEN (1862) bei seiner kritischen Sichtung des Originalmaterials Fig. 14a mit seiner Art *Isophlebia aspasia* HAGEN identifizieren konnte, und auch HANDLIRSCH (1906) nur Fig. 14 als eigene Art wertete. Bei GERMARS Fig. 13 handelt es sich um *Aeschnogomphus intermedius* (vgl. HAGEN 1866: 73). Wie bereits HAGEN (1862: 111) anmerkte, ist der Typus von *Urogomphus giganteus* aus der MÜNSTERschen Sammlung sehr schlecht erhalten. Eine von ihm erwähnte Übermalung mit rostbrauner Farbe ist inzwischen entfernt worden. Ohnehin ist die Originalabbildung bei GERMAR (1839), ebenso wie seine Beschreibung, außerordentlich mangelhaft und offenbar aus Platzgründen unvollständig. Bis auf die Enden der beiden rechten Flügel ist das Stück nämlich vollständig. Bei den von ihm als Fühlern gedeuteten Körperanhängen han-

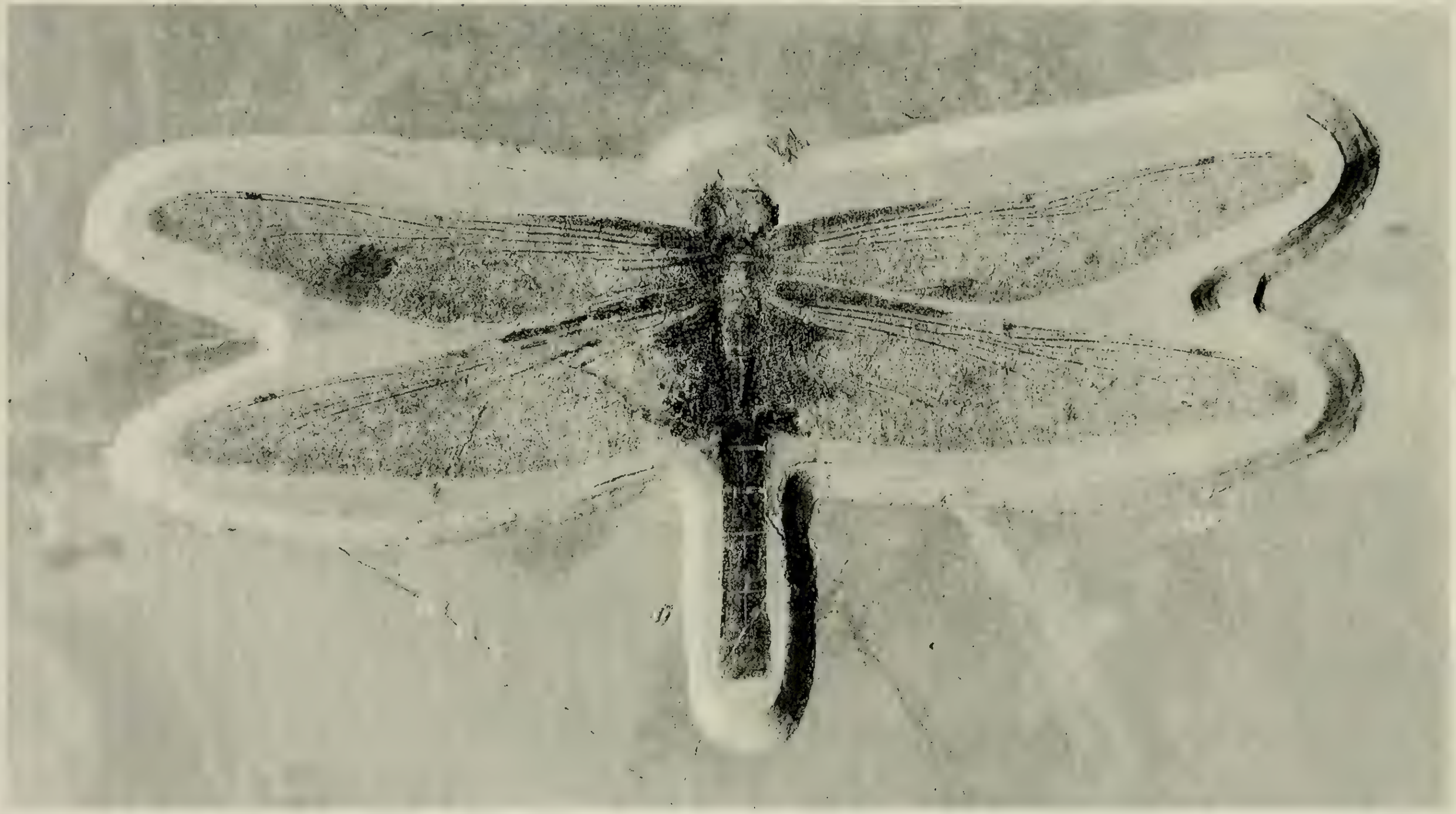


Abb. 5. *Urogomphus giganteus* (GERMAR), Oberkimmeridgium, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15 cm von oben, Grabung 1994, SMNS 62602. – x1.

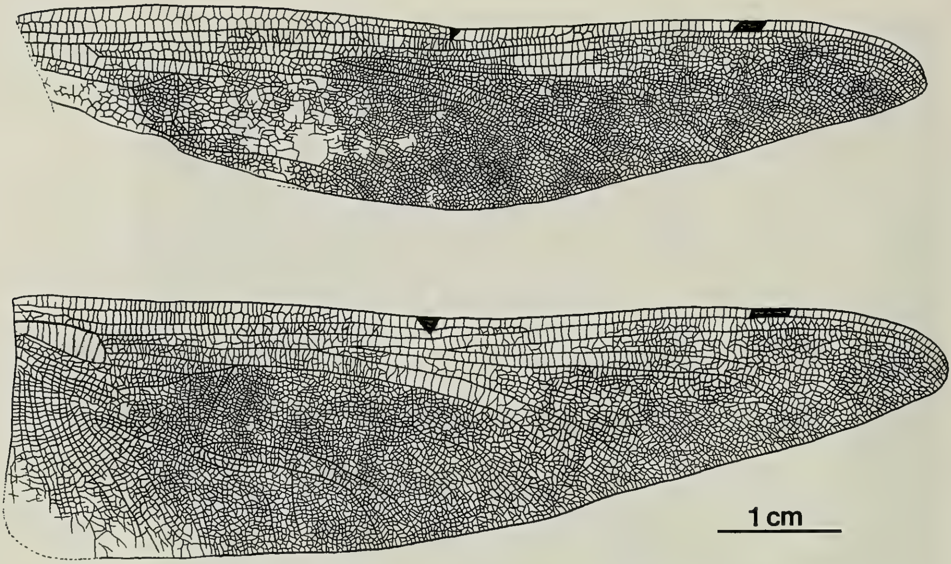


Abb. 6. *Urogomphus giganteus* (GERMAR), Flügeladerung von rechtem Vorder- und Hinterflügel. Oberkimmeridgium, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15 cm von oben, Grabung 1994, SMNS 62602.

delt es sich, wie sich schon HAGEN (1862) überzeugte, um ein Beinpaar. Die erneute Abbildung des Typusexemplars bei DEICHMÜLLER (1886) und HANDLIRSCH (1906) läßt immerhin neben Größe und Umriß der Flügel auch die Form des Triangulums erkennen, das ähnlich wie bei der wesentlich kleineren Art *Aeschnidium densum* gestaltet ist, nämlich wesentlich höher als breit.

Der Neufund aus dem Nusplinger Plattenkalk ist bis auf die bereits bei der Einbettung fehlenden hinteren Abdominalsegmente, die Aufschluß darüber hätten geben können, ob es sich um ein männliches oder weibliches Individuum handelt, ziemlich vollständig. Die beiden Flügelpaare liegen ausgebreitet nebeneinander. Der Kopf ist gedrungen, wobei die verhältnismäßig kleinen Augen weit voneinander entfernt sind. Ein kurzes Fühlerpaar ist noch erhalten, während keine Extremitäten zu erkennen sind. Möglicherweise werden diese durch den Körper verdeckt. Die Aderung beider Flügelpaare ist nahezu perfekt in organischer Substanz erhalten, was man aber im Detail erst bei Betrachtung unter dem Binokular erkennen kann. Zusätzlich zum Pterostigma am oberen, äußeren Flügelrand ist ein kleineres Flügelmal am Nodus ausgebildet. Die Nervatur ist, was bisher nicht sicher bekannt war, ähnlich engmaschig wie bei *Aeschnidium densum* (HAGEN). Auch die Region des Triangulums zeigt bei beiden Arten trotz unterschiedlicher Größe im Prinzip denselben Aufbau, im Gegensatz etwa zu den Verhältnissen bei *Libellulium* (vgl. Abb. 7). Die Aderung innerhalb des Triangulums ist bei *Urogomphus giganteus* noch wesentlich filigraner, und auch das Supratriangulum ist bei *Urogomphus* bereits durch vereinzelte verzweigte Adern gekennzeichnet. Diese Unterschiede rechtfertigen sicherlich eine generische Trennung beider Arten. Die Vorderflügel sind darüber hinaus bei *Urogomphus giganteus* wesentlich schmäler als die Hinterflügel, wogegen *Aeschnidium densum* vergleichsweise sehr breite Vorderflügel besitzt. Gemeinsam ist beiden

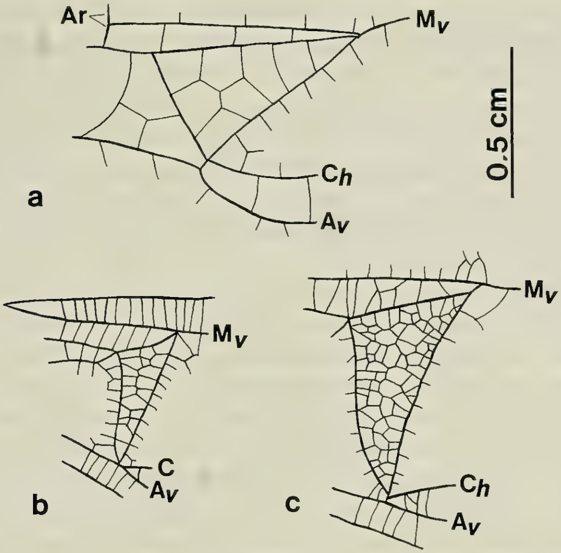


Abb. 7. Vergleich der Ausbildung des Triangulums im Hinterflügel von
a) *Libellulium longialatum* (nach CARPENTER 1992 und BARTHEL 1978).
b) *Aeschnidium densum* (nach Nusplinger Exemplar, SMNS 62661).
c) *Urogomphus giganteus* (nach Nusplinger Exemplar, SMNS 62602).
Ar = Arculus, M_v = vordere Medialis, C_h = hintere Cubitalis, A_v = vordere Analis.

Arten, daß das Segment vor dem Arculus durch Queradern verstärkt ist, während es bei den meisten anderen fossilen und rezenten Libellen nicht weiter untergliedert ist. Abgesehen von diesem Bereich ist der proximale Teil der Flügel bei *Urogomphus giganteus* zusätzlich durch Chitineinlagerungen sklerotisiert.

Während FRASER (1957: 104) *Urogomphus* zusammen mit *Aeschnidium* in derselben Familie zusammenfaßte, ließ CARPENTER (1992: 85) die Familienzugehörigkeit von *Urogomphus* wegen der unvollständig erhaltenen Fundstücke offen. Die nun vorliegenden Details bestätigen aber die Ansicht FRASERS ebenso wie die ursprüngliche Zuordnung von HANDLIRSCH. Für eine Zugehörigkeit zur Familie Aeschnidiidae spricht neben der Flügelnervatur auch die bei ansonsten schlechter erhaltenen Exemplaren von *Urogomphus giganteus* aus dem Solnhofener Plattenkalk vorhandene, ausgesprochen lange Legeröhre weiblicher Individuen.

4. Weswegen sind Insekten im Nusplinger Plattenkalk so selten?

Die außergewöhnlich gute Erhaltung der Nusplinger Libellenfunde darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß ihr Auffinden trotz größter Aufmerksamkeit beim Aufspalten der Platten doch als glücklicher Zufall zu betrachten ist. Die Fossilfunde im Nusplinger Plattenkalk liegen häufig nicht auf den aufspaltenden Flächen, sondern auf weiteren, in den Platten enthaltenen Laminae, wobei sich kleinere Reste oftmals nicht durch mehrere Flächen durchpausen. Fossilien in solchen Platten werden dann nur im Querbruch erkannt, und dies auch nur dann, wenn genügend Substanz auf der Bruchfläche sichtbar ist. Durch diese Umstände muß damit gerechnet werden, daß das eine oder andere Insekt nicht entdeckt wird. Sehr zarte Reste auf aufgespaltenen Schichtflächen sind darüber hinaus nur in bergfrischem Zustand erhaltungsfähig und werden bei mehrmaligem Austrocknen und Wiederbefeuchten auf der Halde rasch zerstört. Daß alle Libellenfunde in der stark bituminösen Schicht „D" gefunden wurden, liegt sicherlich an dem dort besonders guten Erhaltungspotential. Wie man bei Pflanzenresten erkennen kann, ist die organische Substanz auf oxidierten Platten aufgelöst, und zartere Reste wurden dabei völlig ausgelöscht. Verglichen mit den riesigen Steinbruchrevieren der südlichen Frankenalb sind die im Nusplinger Plattenkalk abgebauten Flächen mit potentiellen Funden außerordentlich klein, obwohl Fossilien im Nusplinger Plattenkalk um ein Vielfaches häufiger sind als im Solnhofener Plattenkalk.

Die Seltenheit der Insekten in Nusplingen könnte auch primäre Ursachen haben. Trotz der zahlreichen Pflanzenreste wurde an ihnen noch nie ein Zeichen von Insektenfraß beobachtet. Die Herkunft der Pflanzen wurde bisher meist von einem entfernten Festland her angenommen (MUTSCHLER 1927: 26). Die teilweise ausgezeichnete Erhaltung ganzer Wedel von Cycadeen und Zweige von Gymnospermen sowie das Fehlen von größeren Treibhölzern läßt unserer Ansicht nach eher vermuten, daß die Pflanzen in der Nachbarschaft des heutigen Plattenkalks gewachsen sind. In vielen bituminösen Lagen des Nusplinger Plattenkalks sind regelrechte Häcksellagen ausgebildet, wie man sie in ähnlicher Form in Stillwasserablagerungen von Binnenseen findet. Die feindetritischen, kreuzgeschichteten Lagen einer speziellen Turbiditlage (Schicht „E" nach ALDINGER 1930) enthalten sogar fast ausschließlich Pflanzenreste (vgl. FAHRION 1937: 61).

Die Entstehung der Plattenkalke in tief zwischen Schwammkalken eingesenkten Depressionen läßt sich am einfachsten dadurch erklären, daß die Ränder der Plattenkalk-Wannen teilweise über den Meeresspiegel herausgehoben wurden, wodurch der Wasseraustausch zwischen den Wannen und dem offenen Meer stark eingeschränkt wurde. In der Folge kam es am Meeresboden zu anoxischen Verhältnissen und dem fast vollständigen Verschwinden von epi- und endobenthischen Lebewesen, während die Wassersäule darüber durchaus reich belebt war (Koprolithen!). Auf den aufgetauchten Inseln konnte sich eine an Trockenheit angepaßte Pioniervegetation ansiedeln. Ab und zu muß es auf größeren Inseln auch Süßwasservorkommen gegeben haben, wie der Fund eines Schachtelhalms (*Neocalamites*) und natürlich insbesondere die Libellen anzeigen, deren Larvenstadien auf Süßwasser angewiesen sind. Auf den kleinen, weit vom Festland entfernten Inseln konnten sich vielleicht nur zeitweise stabile Nahrungsketten etablieren. Beispielsweise sind bisher, abgesehen von mehreren Flugsaurierfunden, keine terrestrischen Wirbeltiere aus dem Nusplinger Plattenkalk bekannt. Die aquatisch lebenden, räuberischen Larvenstadien der Libellen und die Imagines selbst benötigten selbstverständlich eine Nahrungsgrundlage, wobei vorwiegend an andere Insekten zu denken ist. Abgesehen davon gehören die drei Libellenfunde bereits drei verschiedenen Arten an, so daß man sicherlich mit einer wesentlich höheren Diversität der einst dort lebenden Insektenfauna rechnen darf. Insekten, die in eine Plattenkalk-Wanne gelangten, konnten auch zu einem Großteil durch nektonische Konsumenten, die in der Wassersäule lebten, gefressen und so der Fossildokumentation entzogen werden.

5. Literatur

ALDINGER, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. für Mineral. Geol. Paläont., B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

BARTHEL, K. W. (1978): Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 S., 80 Taf., 50 Abb.; Thun (Ott).

BERNIER, P. (1985): Cerin. Une lagune tropicale au temps des dinosaurs. 136 S., zahlr. Abb.; Lyon (Muséum de Lyon).

CARPENTER, F. M. (1992): Arthropoda. Superclass Hexapoda. – *In*: MOORE, R. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part **R 3**, XXI + 277 S., 172 Abb.; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas).

COWLEY, J. (1934): The types of some genera of Odonata. – The Entomologist, **67**: 249–253; London.

DEICHMÜLLER, J. V. (1886): Die Insecten aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum. – Mitt. Mineral. Geol. Prähist. Mus. Dresden, **7**: 1–88, 5 Taf.; Cassel.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) der Schwäbischen Alb. – Fossilien, **1985**: 170–174, 9 Abb.; Korb. – [1995a]

– , – & – (1995, im Druck): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ges. Naturk. Württ., **151**, 5 Taf., 2 Abb.; Stuttgart. – [1995b]

FAHRION, H. (1937): Ein Beitrag zur Entstehung der Nusplinger Kalkschiefer auf Grund neuer Fossilfunde. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. **26**: 60–65; Stuttgart.

FÖRSTER, R. (1985): Großlibelle aus den Solnhofener Plattenkalken. – Jber. Mitt. Freunde Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **13**: 11–12, 1 Abb.; München.

FRAAS, O. (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

FRASER, F. C. (1957): A reclassification of the order Odonata. – Proc. Royal zool. Soc. New South Wales. 133 S., 62 Abb.; Sydney.

FRICKHINGER, K. A. (1985): Libellen. – Fossilien, **1985**: 259–264, 10 Abb.; Korb.

– (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S., 600 Abb.; Korb (Goldschneck).

GERMAR, E. F. (1839): Die versteinerten Insecten Solenhofens. – Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., **19**: 189–222, 3 Taf.; Halle/Saale.

HAGEN, H. A. (1862): Ueber die Neuroptern aus dem lithographischen Schiefer von Bayern. – Palaeontographica, **10**: 96–145, 3 Taf.; Cassel.

– (1866): Die Neuroptera des lithographischen Schiefers in Bayern. – Palaeontographica, **15**: 57–96, 4 Taf.; Cassel.

HANDLIRSCH, A. (1906–08): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. 1430 S., 54 Taf., 21 Abb.; Leipzig (Engelmann).

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 S., zahlr. Abb.; Thun & München (Ott).

MEISCHNER, K. D. (1964): Allodapische Kalke, Turbidite in riffnahen Sedimentations-Becken. – *In*: BOUMA, A. H. & BROUWER, A. (Hrsg.): Turbidites. – Develop. Sediment., **3**: 156–191, 3 Taf., 5 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.

MUTSCHLER, O. (1927): Die Gymnospermen des Weissen Jura ζ von Nusplingen. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. **16**: 25–50, 1 Taf., 26 Abb.; Stuttgart.

QUENSTEDT, F. A. (1843): Das Flözgebirge Würtembergs. Mit besonderer Rücksicht auf den Jura. 558 S.; Tübingen (Laupp).

SCHWEIGERT, G. & ZEISS, A. (1994): Ammonite biostratigraphy of the Upper Kimmeridgian to Tithonian of southern Germany. – *In*: LEINFELDER, R. R. (Hrsg.): The Origin of Jurassic Reefs: Current Research Developments and Results. – Facies, **31**: 27–28, 1 Abb.; Erlangen.

WESTPHAL, F. (1992): Nusplingen. Entstehung einer Fossillagerstätte im Oberjura-Plattenkalk. – Kaupia, **1**: 63–70, 9 Abb.; Darmstadt.

WESTWOOD, J. O. (1854): Contributions to fossil entomology. – Quart. J. geol. Soc. London, **10**: 378–396, 5 Taf.; London.

Anschrift der Verfasser:
Dr. G. Schweigert, Dr. G. Dietl, M. Kapitzke, M. Rieter, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart; R. Hugger, Onstmettingen, Auf Lauen 2, D-72461 Albstadt.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 237	67 S., 7 Taf., 2 Abb., 28 Tab.	Stuttgart, 14. 3. 1996

Professor Dr. Karl Dietrich Adam zum 75. Geburtstag

Die Großsäuger aus der Frühwürm-zeitlichen Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt

The large mammals of the early Wuermian fauna from the Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt

Von Reinhard Ziegler, Stuttgart

Mit 7 Tafeln, 2 Abbildungen und 28 Tabellen

Abstract

The large mammal fauna of the Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt is presented. By typical gnawing marks on the bones it is characterized as rest of a hyaena den. The carnivores mainly belong to the autochthonous fauna, whereas the other large mammals reached the karstic cave/fissure as prey. The large mammal fauna is composed of typical glacial species and of species indicating a more temperate climate. In the quantitative composition it is similar to the fauna of Vogelherd-VII. There are similarities also to the fauna of the so-called Steppennager-Schicht (layer with rodents indicating steppic environment) from the BIEDERMANN quarry in Stuttgart-Untertürkheim in species composition. The fauna dates into the early Wuermian Glacial. The small mammals exclude an allocation of the fauna to an intra-Eemian cool phase.

Zusammenfassung

Die Großsäugerfauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt wird vorgestellt. Typische Fraßspuren an den Knochen kennzeichnen sie als Rest eines Hyänenfraßplatzes. Die Carnivoren gehören zum größten Teil zur autochthonen Fauna. Die anderen Großsäuger gelangten als Beutetiere in den Karsthohlraum. Die Großsäugerfauna setzt sich aus typisch kaltzeitlichen Arten und aus Indikatoren für ein gemäßigtes Klima zusammen. Sie ist in der quantitativen Zusammensetzung der Fauna vom Vogelherd-VII ähnlich. Im Artenspektrum bestehen auch Gemeinsamkeiten mit der Fauna aus der Steppennager-Schicht des Steinbruchs BIEDERMANN in Stuttgart-Untertürkheim. Die Fauna datiert in das frühe Würm-Glazial; die Kleinsäuger schließen die an sich denkbare Einstufung in eine Intra-Eem-Kaltphase aus.

SMITHSONIAN
AUG 13 1996
LIBRARIES

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Systematischer Teil 5
Canis lupus LINNAEUS 1758 5
Vulpes vulpes (LINNAEUS 1758) 8
Ursus arctos LINNAEUS 1758 10
Ursus spelaeus ROSENMÜLLER & HEINROTH 1793 10
Mustela putorius LINNAEUS 1758 vel *eversmanni* LESSON 1827 11
Crocuta crocuta spelaea (GOLDFUSS 1823) 12
Panthera leo spelaea (GOLDFUSS 1810) 17
Mammuthus primigenius (BLUMENBACH 1799) 19
Equus germanicus NEHRING 1884 und *Equus hydruntinus* REGALIA 1905 24
Coelodonta antiquitatis (BLUMENBACH 1807) 24
Megaloceros giganteus (BLUMENBACH 1803) 27
Cervus elaphus LINNAEUS 1758 28
Capreolus capreolus (LINNAEUS 1758) 32
Rangifer tarandus (LINNAEUS 1758) 32
Bos primigenius BOJANUS 1827 und *Bison priscus* cf. *mediator* Hilzheimer 1918 . . 32
?*Rupicapra rupicapra* (LINNAEUS 1758) 45
3. Ergebnisse 46
Zusammensetzung und Taphonomie der Fauna 46
Klimatisch-ökologische Aussage der Großsäugerfauna 47
Biostratigraphische Einstufung aufgrund der Großsäuger 49
4. Literatur 50
Tafeln 54

1. Einleitung

Historisches und Fundstellensituation. – Die Stuttgarter Region, insbesondere Bad Cannstatt, hat eine lange quartärpaläontologische Tradition. Der älteste Fund eines quartären Säugetiers aus dem Raum Stuttgart ist ein Riesenhirschgeweih, das im Jahr 1600 an die Herzogliche Kunstkammer gelangte. Frühzeitig weckten die Cannstatter Funde das Interesse der Herrschenden. Die berühmten Mammutgrabungen im Löß der Uffkirche von 1700, angeordnet von Herzog Eberhard Ludwig, und von 1816 im Löß am Seelberg, initiiert und überwacht von König Friedrich I. von Württemberg, bezeugen dies (ZIEGLER 1986).

Die Säugetierfunde des Stuttgarter Quartärs stammen aus interglazialen Travertinen und aus periglazialen Sedimenten, hauptsächlich Lössen und Fließerden.

Die Travertine wurden in mehreren Steinbrüchen in Untertürkheim, Bad Cannstatt und in Münster als Baustein abgebaut. Heute ist nur noch ein Travertinsteinbruch in Betrieb.

Die Lösse wurden früher in Lehmgruben als Rohmaterial für Ziegelbrennereien abgebaut. Auch dabei fielen Reste von Säugetieren, meist aus dem letzten Glazial, an. Ort der Mammutgrabung von 1816 war eine Lehmgrube am Seelberg. In den letzten Jahrzehnten werden Lösse und Fließerden regelmäßig bei Tiefbauarbeiten angeschnitten. Dabei ist stets mit pleistozänen Fossilresten zu rechnen.

Ein weiterer Fundstellentypus sind Karsthohlräume im Travertin, die mit Lössen oder Fließerden verfüllt sind. Sie können unter günstigen Umständen ebenfalls Tierreste enthalten.

Das Alter der Travertine ist aus der Höhenlage der jeweils unterlagernden Schotter über der heutigen Neckartalaue zu erschließen (REIFF 1965). Die absoluten Datierungen dieser Travertine von GRÜN et al. (1982) sind noch mit Unsicherheiten behaftet. Der Faunen- und Floreninhalt kennzeichnet die Sauerwasserkalke zweifelsfrei als warmzeitliches Sediment.

Über das Alter der Lösse und Fließerden geben die geologischen Lagebeziehungen sowie Faunen- und gegebenenfalls Artefaktbestand Auskunft.

Bei den Hohlraumfüllungen ist das Alter nur aus dem Fauneninhalt zu erschließen.

Die reichste Wirbeltierfauna dieses Typs im Raum Stuttgart wurde Anfang Februar 1957 bei Aushubarbeiten für den Erweiterungsbau des Altenheims Villa Seckendorff in der Freiligrathstraße 3 in Stuttgart-Bad Cannstatt angeschnitten und in mehrwöchiger Grabung unter der Leitung von K. D. ADAM geborgen. Zahlreiche Knochen wurden in Hohlräume des dort anstehenden Holsteinstein-zeitlichen Travertins eingeschwemmt und lagerten dicht gepackt. Eine kurze Notiz über diese Fauna findet sich in ADAM (1966a). Er deutet die Fauna aufgrund des starken Verbisses der Knochen und des häufigen Vorkommens der Hyäne als Hyänenfraßplatz. REIFF (1981) hält dagegen einen Teil der Funde für Jagdbeute des Menschen. Ein Profil der Baugrube mit der Fundschicht und eine Skizze der Ausgrabungsfläche mit Angabe der Funddichte in den einzelnen Fundquadraten findet sich in REIFF (1991).

Bisherige Faunenbearbeitungen zur Villa Seckendorff. – Die detaillierte Bearbeitung der Kleinsäuger mit klimatisch-ökologischer Interpretation und biostratigraphischer Einstufung verdanken wir v. KOENIGSWALD (1985).

Im Rahmen einer extensiven Studie über Niedere Wirbeltiere aus dem Stuttgarter Quartär stellte BÖTTCHER (1994) die Fische, Amphibien und Reptilien dieser Fauna vor. Er erwähnt auch das Vorkommen mehrerer Vogelarten und ergänzt die bisherigen Vorstellungen zur Taphonomie und Ökologie.

Von den Großsäugern gibt es bisher die Bearbeitung der beiden Equidenarten *Equus germanicus* und *Equus hydruntinus* durch FORSTEN & ZIEGLER (1995). Dort findet sich auch die aktuelle Liste der Großsäugerarten mit Mengenangaben.

Ziel vorliegender Arbeit. – In vorliegendem Beitrag sollen die restlichen Großsäugetiere vorgestellt werden, um unsere Kenntnis über diese wichtige Fauna aus dem Stuttgarter Quartär zu vervollständigen. Auf der Grundlage morphologisch-metrischer Vergleiche mit Säugerfaunen ähnlicher Zeitstellung aus der näheren und weiteren Umgebung wird versucht, die Fauna der Villa Seckendorff in das jungpleistozäne Szenario Mitteleuropas einzuordnen. Zur Biostratigraphie und Ökologie können aufgrund der Analyse der Großsäuger keine genaueren Ergebnisse erwartet werden, als sie schon mit Hilfe der Kleinsäuger und der Herpetofauna erzielt wurden. Ergänzungen zur Taphononie sind aber möglich.

Methoden. – Alle Maße der Knochen und Zähne sind in mm angegeben. Bei geringen Fundzahlen werden in den Tabellen die Einzelmaße dokumentiert, ansonsten die üblichen statistischen Parameter. Die Abkürzungen der Meßstrecken sind in Tab. 1 erläutert. Die Meßstrecken der meisten Tierarten sind nach VON DEN DRIESCH (1982) gewählt. Die Meßstrecken von *Coelodonta* sind in GUÉRIN (1980) abgebildet. In den bivariaten Diagrammen werden bei größeren Vergleichsstichproben die Variationen zweier Variablen (z. B. L und B) kreuzweise um deren Mittelwerte angeordnet.

Seit rund fünf Jahrzehnten ist die Erforschung des Eiszeitalters in Baden-Württemberg auf das engste mit dem Namen KARL DIETRICH ADAM verknüpft. Durch zahlreiche für den Fachmann instruktive und für den Laien anschauliche Schriften hat Professor ADAM wesentlich zur Mehrung unserer Kenntnis über die Tierwelt des

Tab. 1. Erläuterung der Abkürzungen.

Altersangaben		Richtungsbezeichnungen	
inf.	infantil	prox.	proximal
juv.	juventil	dist.	distal
subad.	subadult	med.	medial
ad.	adult	lat.	lateral
–	Epiphysenfuge offen	dors.	dorsal
+	mäßig,	plant.	plantar
++	mittelgradig,	inf.	inferior
+++	stark abgerieben (bei Zähnen)	sup.	superior

Meßstrecken der postcranialen Knochen

Bd	Breite distal
BdC	Breite des Corpus distal
BFd	Breite der Facies articularis distalis
BFp	Breite der Facies articularis proximalis
BG	Breite der Gelenkfläche
BPc	Breite über die Processus coronarii
BT	Breite der Trochlea
DAP	Durchmesser anterior-posterior = Tiefe
DAP art. dist.	DAP der distalen Gelenkfläche
DAP bec	DAP unmittelbar über der Gelenkfläche für den Astragalus
DAP dia.	DAP der Diaphyse
DAP dist.	DAP der dist. Epiphyse
DAP int.	DAP intern
DAP sust.	DAP in Höhe des Sustentaculum tali
DT	Durchmesser transversal = Breite
DT art. dist.	DT der distalen Gelenkfläche
DT dia.	DT der Diaphyse
DT dist.	DT der distalen Epiphyse
DT max. dist.	DT maximal distal
DTT med.	DT der Trochlea medial
DTT lat.	DT der Trochlea lateral
DT min. post.	DT minimal auf de Rückseite
GB	Größte Breite
GL	Größte Länge
GLC	GL bis Caput
GLm	GL medial
GLl	GL lateral
GLP	GL des Processus articularis
GLpe	GL peripher
GT	Größte Tiefe
H art.	Höhe der Gelenkfläche
HT med.	Höhe der Trochlea medial
KD	Kleinster Durchmesser der Diaphyse
KH med.	Kleinste Höhe medial
KLC	Kleinste Länge am Collum
KTO	Kleinste Tiefe des Olecranon
LA	Länge des Acetabulum
LAR	LA auf dem Rand gemessen
LFo	Länge des Foramen obturatum
LG	Länge der Gelenkfläche
LmT	Länge der Trochlea medial

Td	Tiefe distal
TdC	Tiefe des Copus distal
Tdmed	Tiefe des Corpus medial
TFd	Tiefe der Facies articularis distalis
Tm	Tiefe medial
Tl	Tiefe lateral
Tp	Tiefe proximal
TPa	Tiefe über dem Processus anconaeus

Meßstrecken bei Kiefern und isolierten Zähnen

B	Breite
L	Länge
LMR	Länge der Molarenreihe
LPR	Länge der Prämolarenreihe
OZR	Länge der Oberkieferzahnreihe
UZR	Länge der Unterkieferzahnreihe

Pleistozäns und die Urgeschichte unseres Landes beigetragen. Dieser Beitrag sei Herrn Professor Adam zum 75. Geburtstag am 14. März 1996 gewidmet.

Dank

Mein Dank gilt insbesondere den Herrn Dr. G. Bloos und Th. Rathgeber, die mir in vielen Gesprächen wertvolle Hinweise gaben. Herrn Bloos danke ich auch für die kritische Durchsicht und die redaktionelle Betreuung der Arbeit. Die Präparation der Funde verdanke ich Herrn E. Schmid und Frau U. Walter.

2. Systematischer Teil

Familie Canidae Linnaeus 1758

Gattung *Canis* Linnaeus 1758

Canis lupus Linnaeus 1758

Taf. 1, Fig. 1–2

Material (Maße siehe Tab. 2–4):
Inventarisiert unter den Nummern SMNS 31296–31308, 31395–31398, 31409, 31720, 32246, 32431, 32496, 32497, 31541.

Alle Kieferreste und Langknochen liegen als Bruchstücke vor. Die Funde repräsentieren mindestens acht Wölfe, von denen fünf nach der starken Abkauung des Reißzahnes ziemlich alt, zwei zumindest subadult waren. Ein kleiner Humerus stammt von einem Welpen.

Zum Größenvergleich der Seckendorffer Wölfe mit solchen anderer jungpleistozäner Fundstellen und mit rezenten Wölfen sollen exemplarisch die M_1 dienen. Zu diesem Zweck wurden die Längen- und Breitenwerte der M_1 in Tabelle 2 zusammengestellt.

Die Vergleichsmaße der rezenten Wölfe, die Lehmann (1954: 43, dort auch Quellenangaben) zusammentrug, stammen von mittel- und osteuropäischen Wölfen. Die Größenvergleiche der jungpleistozänen Wölfe sind aufgrund der geringen Fundzahlen nur bedingt aussagekräftig. Trotzdem gilt als sicher, daß die jungpleistozänen Wölfe größer waren als die mittelpleistozänen (z. B. Heppenloch). Die Wölfe von

Tab. 2. *Canis lupus,* Vergleich der Maße des M1 (n=Anzahl).

Fundort (Autor)	Länge	(n)	Breite	(n)
rezent (Lehmann 1954: 39)	24,8–32,0	(43)	9,8–13,0	(43)
Seckendorff (vorlieg. Arbeit)	27,2–30,6	(6)	11,0–12,0	(6)
Vogelherd (Lehmann 1954: 37)	28,0–31,7	(4)	10,8–12,9	(4)
Brillenhöhle (Boessneck u. von den Driesch 1973: 13)	31,0		12,0	
Rübeland (Schütt 1969a: 86)	24,0–28,5	(3)	9,7–10,2	(2)
Mixnitz (Daxner-Höck 1975: 487)	28,8–30,0	(?)	11,0–12,0	(?)
Teufelslucken (Zapfe 1966: 25)	29,6–30,5	(2)	12,0–12,2	(2)
Taubach (Hemmer 1977, Tab. 3)	29,6		11,9	
Ehringsdorf (Daxner-Höck 1975: 487)	26,8–28,7	(2)	11,0–11,5	(2)
Heppenloch (Adam 1959, Tab. 1)	24,0–24,6	(4)	9,0– 9,6	(4)

Seckendorff, Taubach, Mixnitz, Teufelslucken und vom Vogelherd gleichen sich in den Reißzahnmaßen, ihre Minimalwerte übertreffen die Minimalwerte rezenter Wolfspopulationen. Sie dürften im Mittel also größer gewesen sein als diese. Auffallend kleine Exemplare gibt es allerdings unter den jungpleistozänen Stichproben aus den Rübeländer Höhlen und von Weimar-Ehringsdorf.

Die phylogenetische Längenzunahme des M_1 gegenüber den P_2+P_3, die Lehmann (1954: 41) nachwies, kommt in der Abnahme des Index P_2+P_3x100/M_1 zum Ausdruck. Die beiden Werte der Seckendorffer Wölfe werden den Vergleichswerten von anderen Fundstellen in Tabelle 3 gegenübergestellt.

Die Gegenüberstellung verdeutlicht, daß die Seckendorffer Wölfe auch hinsichtlich des Index in der Variationsbreite anderer jungpleistozäner Populationen liegen. Eine Unterscheidung rezenter, jungpleistozäner und mittelpleistozäner Wölfe (z. B. Heppenloch) ist mittels dieses Index nicht möglich.

Die geringe Größe der Ehringsdorfer und insbesondere der Rübeländer Wölfe kommt auch in den Maßen der Oberkieferzähne zum Ausdruck (siehe Tab. 4, vgl. Daxner-Höck 1975: 486, Schütt 1969a: 85). Auch die beiden Taubacher Wolfsoberkiefer zeigen kleinere Molarenmaße als die der Seckendorffer Wölfe (vgl. Hemmer 1977: 385). Die Maße der wenigen postcranialen Knochen werden der Vollständigkeit wegen aufgeführt (siehe Tab. 4 c–f). Für Aussagen zur Größe und Wuchsform der Seckendorffer Wölfe bieten sie keine ausreichende Grundlage.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß die Wölfe der Villa Seckendorff in der Größe der Zähne den meisten anderen Wölfen jungpleistozäner mitteleuropäischer Fundstellen recht ähnlich waren.

Tab. 3. *Canis lupus,* Index P_2+P_3x100/M_1 im Vergleich.

Fundort (Autor)	Index	(n=Anzahl)
rezent (Lehmann 1954: 41)	87,5–99,0	(20)
Jungpleistozän (Lehmann 1954: 41)	85,4–98,6	(9)
Seckendorff (vorlieg. Arbeit)	85,4–96,4	(2)
Rübeland (Schütt 1969a: 85)	89 90 96,5	
Taubach (Hemmer 1977, Tab.3)	86	
Teufelslucken (Zapfe 1966: 25)	94,4	
Heppenloch (Adam 1959, Tab. 1, 2)	85,7	
Canis etruscus (Lehmann 1954: 41)	92,2–111	(20)

Tab. 4. *Canis lupus,* Maße der Knochen.

a. Oberkiefer

Inv.-Nr.	31296	31297	31298*	31299*
Seite	dext.	dext.	sin.	sin.
LPR	66,0	–	70,5	–
LP^2	15,8	–	16,4	–
BP^2	6,2	–	7,0	–
LP^3	17,6	17,8	17,2	–
BP^3	6,6	7,6	7,8	–
LP^4	27,0	28,4	27,8	–
BP^4	14,0	15,3	16,0	–
LMR	–		–	25,8
LM^1	–	18,0	–	17,6
BM^1	–	23,6	–	23,6
LM^2	9,6	–	–	9,6
BM^2	15,0	–	–	15,0

* von einem Individuum aus verschiedenen Fundquadraten

b. Unterkiefer und isolierte Unterkieferzähne

Inv.-Nr.	31300.1		31300.2	31301*	31302	31303*	31397
Objekt	Uk	Uk	Uk	Uk	Uk	Uk	Uk
Seite	sin.	dext.	sin.	sin.	sin.	dext.	sin.
LPR	48,6	48,6	–	52,0	57,0	–	51,0
LP$_2$	12,5	12,7	–	11,2	13,7	(11)	–
BP$_2$	6,0	6,2	–	5,8	12,6	5,8	–
LP$_3$	13,8	–	–	12,7	15,8	–	14,2
BP$_3$	6,6	–	–	5,4	7,2	–	6,5
LP$_4$	16,2	16,4	(16)	15,2	18,0	–	16,3
BP$_4$	7,8	8,1	7,6	7,7	8,0	–	7,8
LM$_1$	–	–	(29)	28,0	30,6	–	27,2
BM$_1$	–	–	11,1	11,3	(12)	–	11,0
P_{2+3}/M_1	–	–	–	85,4	96,4	–	–

Inv.-Nr.	31304.1	31304.2
Objekt	M$_1$	M$_1$
Seite	sin.	sin.
LM$_1$	30,0	29,5
BM$_1$	12,0	12,0

* von einem Individuum aus zwei Fundquadraten
Länge des Diastema zwischen P$_2$/P$_3$ bei Inv.-Nr. 31301 6,8mm

c. Scapula dist. sin.		KLC	GLP	LG	BG
Inv.-Nr.	31304.3	36,5	42,5	35	23,5

d. Femur dist. 2/3 dext.		KD	Bd
Inv.-Nr.	31720	16	43

e. Tibiacorpus sin., Inv.-Nr. 31541, KD 17,5

f. Astragalus dext., Inv.-Nr. 31306, GL 33,8

Gattung *Vulpes* FRISCH 1775

Vulpes vulpes (LINNAEUS 1758)

Taf. 1, Fig. 3–5

Material (Maße siehe Tab. 5):
Inventarisiert unter den Nummern SMNS 31309–31327, 31393, 31394, 31399, 31426, 32489, 32502–32506.

Die Fuchsknochen repräsentieren mindestens drei subadulte bis adulte Rotfüchse (3 Mc III sin. mit fest angewachsener distaler Epiphyse), einen Welpen (Unterkiefer dext. mit D_3 u. D_4, M_1 war noch nicht durchgebrochen) und einen noch jüngeren Welpen (Unterkiefer mit D_3, D_4 war noch nicht durchgebrochen). Nach den Angaben von HABERMEHL (1961: 208 f.) für den Silberfuchs, der domestizierten Form des Rotfuchses, waren beide Welpen jünger als vier Monate.

Für alle vermeßbaren Skeletteile und für die nicht vermessenen Knochen(bruchstücke) zumindest subadulter Tiere ist die Zugehörigkeit zum Rotfuchs sicher. Da alle sicher bestimmbaren Reste zum Rotfuchs gehören, können auch die beiden Milchzähne (Nr. 31312), die beiden Welpenunterkiefer (Nr. 31314, 32489), der Milchcaninus (Nr. 31317), der linke Calcaneus (Nr. 31394, Tuber calcanei war noch nicht festgewachsen) sowie die Atlashälfte und die beiden Milchzähne (Nr. 32505) ohne große Vorbehalte als Reste von *Vulpes vulpes* determiniert werden.

Die odontologischen Merkmale von Rot- und Eisfuchs wurden von HAGMANN (1899: 28 f.) zusammengestellt und kritisch gewertet. Als sicheres differentialdiagnostisches Kriterium erkennt er nur die Form des M_2 an, dessen Talonid sich beim Rotfuchs stark nach hinten verschmälert. Dies trifft auch für die M_2 der beiden vorliegenden Unterkieferhälften (Nr. 31313) zu. Das Höckerchen zwischen Meta- und Entoconid am M_1 lehnt HAGMANN l. c. als Unterscheidungsmerkmal ab. Eigene Untersuchungen an rezentem Material ergaben, daß von 30 Rotfuchs-M_1 27 ein ± deutliches Höckerchen tragen, bei 9 Eisfuchs-M_1 fehlte es durchweg. Meines Erachtens ist das Höckerchen zwischen Metaconid und Entoconid als zusätzliches Bestimmungskriterium durchaus verwertbar.

Im vorliegenden Material genügen allein die Maße, um die Bestimmung Rotfuchs zu gewährleisten.

Die Längen-/Breitenwerte der beiden D_4 sind 9,4/3,8 (Nr. 31312) und 10,0/3,9 (Nr. 31314). Die entsprechenden Werte für Rotfuchswelpen sind: Länge 9,0–10,6 (n=7), Breite 3,5–3,8 (n=7). Für den Eisfuchs stehen keine entsprechenden Angaben zur Verfügung.

Die Längenvariation des M_1 beträgt bei 35 jungpleistozänen Rotfüchsen 15,0–18,1, bei 45 rezenten 13,4–17,8 (LEHMANN 1954: 47). Eigene Messungen an 15 M_1 rezenter Rotfüchse ergaben eine Längenspanne von 14,0–17,5. Für die Unterkieferreißzähne von *Alopex lagopus* stellte LEHMANN (1954: 49) folgende Werte zusammen: 12,5–15,5 bei 24 rezenten, 13,0–15,0 bei 37 jungpleistozänen Eisfüchsen. Die eigenen Meßwerte, ermittelt an 9 M_1 von *Alopex lagopus,* liegen zwischen 13,2 und 15,0. Die drei M_1 der Seckendorffer Füchse mit Längen zwischen 16,0 und 17,0 lassen also keinerlei Zweifel an deren Zugehörigkeit zum Rotfuchs zu. Bei zwei Reißzähnen (Nr. 31313) ist ein markantes, bei Nr. 31315 ein schwaches Hökkerchen zwischen Meta- und Hypoconid ausgebildet.

Die anderen Unterkiefermaße sichern ebenfalls die Bestimmung Rotfuchs.

Für die P^4 rezenter Eisfüchse beträgt die Längenvariation 11,7–13,6 (n=10), bei rezenten Rotfüchsen (alle aus Baden-Württemberg) 12,5–15,0 mm (n=15). Aus dem

Tab. 5. *Vulpes vulpes,* Maße der Gebißreste und der postcranialen Knochen.

a. Oberkiefer und isolierte Oberkieferzähne

Inv.-Nr.	31309		31310	31311	31394	31321
Objekt	Ok	Ok	Ok	M^1	M^1	P^4
Seite	sin.	dext.	sin.	dext.	dext.	dext.
OZR	60,2	(60)				
LPR	46,2	46,0				
LMR	16,0	(16)				
LP^4–M^2	28,7	28,5				
LP^4	14,8	14,8	13,2			14,6
BP^4	7,3	7,3	6,2			6,5
LM^1	10,8	11,0		10,0	9,8	
BM^1	14,3	14,2		13,0	13,8	
LM^2	6,0	6,0				
BM^2	9,0	9,0				

b. Unterkiefer und isolierte Unterkieferzähne

Inv.-Nr.	31313		31315	31316	31317
Objekt	Uk	Uk	M$_1$	P$_2$+P$_3$	P$_3$
Seite	sin.	dext.	dext.	sin.	dext.
UZR	67,0	66,0			
LPR	38,2	38,2			
LMR	28,8	28,5			
LP$_2$	9,6			9,1	
BP$_2$	3,3			3,4	
LP$_3$	10,2			9,6	9,9
BP$_3$	3,8			3,6	3,9
LP$_4$	10,3				
BP$_4$	3,4				
LM$_1$	17,0	17,0	16,0		
BM$_1$	6,5	6,5	6,0		
LM$_2$	7,7	7,7			
BM$_2$	5,6	5,8			

c. Scapula	Inv.-Nr.	KLC	GLP	LG	BG
	31324	15,5	18,2	15	10,9

d. Humerus	Inv.-Nr.	Seite	GL	GLC	Tp	KD	Bd
	31318	sin.	129,0	126,0	26,8	8,0	21,5
	31319	sin.			28,3	8,5	
	31319	dext.	139,0	135,0	28,0	8,5	23,0

e. Radius	Inv.-Nr.	Seite	GL	Bp	KD	Bd
	31320	sin.	123,0	12,5	8,5	16,0

f. Ulna	Inv.-Nr.	Seite	KTO	TPa	BPc
	31313	sin.	13,8	17,0	10,5
	31320	sin.	16,0	9,6	

g. Pelvis	Inv.-Nr.	Seite	LA
	31319	dext.	16,3
	31323	sin.	13,8

h. Femur	Inv.-Nr.	Seite	Bd
	31426	dext.	22,5

i. Mc/Mt	Inv.-Nr.	Strahl	GL	KD	Bd
	31319	McIII	48,4	3,8	5,8
	31325	McIII	52,3	3,8	5,9
	31325	McIII	56,2	4,4	6,6
	31325	McIV	54,4	4,3	6,3
	31325	McV	54,1	4,4	6,5
	31326	McIII	51,8	3,8	6,1
	31327	McII	48,5	5,2	7,0
	31399	MtIV	68,5	4,1	5,9

vorliegenden Fundgut liegt lediglich der P^4 des Maxillarbruchstückes (Nr. 31310) im Überlappungsbereich beider Gattungen.

Die Maße der postcranialen Knochen liegen weit außerhalb der Variationsbreite des Eisfuchses (siehe Tab. 5c–i, vgl. Schütt 1969a: 87–88). Eigene Untersuchungen, denen 6 Rotfuchs- und drei Eisfuchsskelette zugrundeliegen, bestätigen die metrischen Unterschiede.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß die Funde der Villa Seckendorff eine homogene Rotfuchsstichprobe repräsentieren. Die kleineren Exemplare stammen wohl von Weibchen.

Familie Ursidae Gray 1825

Gattung *Ursus* Linnaeus 1758

Ursus arctos Linnaeus 1758

Taf. 2, Fig. 1

Material und Maße:

Inv.-Nr.	Objekt
31422	Unterkiefer sin. mit C u. P_4, C inf. (21)x(16) P_4 14,2x8,2
31425	Mc V dext. GL 100 Bp 30 Tp 36 KD 18,3 Bd 27

Die Unterscheidung von Höhlen- und Braunbär bereitet bei den spärlichen Bärenresten der Villa Seckendorff wenig Mühe. Das Unterkieferbruchstück (Nr. 31422) mit stark abgekautem und beschädigtem Caninus hat einen typisch arctoiden P_4, der keinerlei Zusatzhöcker aufweist. Die beiden Maße des P_4 liegen in der Mitte der Variationsbreite der Werte der Ehringsdorfer und Taubacher Braunbären (Kurtén 1975: 472; 1977: 364). Der P_4 aus der Brillenhöhle mit den Werten 15 und 8 mm für Länge und Breite weist einen ähnlich großen Braunbären aus (Boessneck & von den Driesch 1973, Tab. 19). Der Mc V (Nr. 31425) ist durch seine Länge und Schlankheit nicht mit den viel gedrungeneren Mc V des Höhlenbären zu verwechseln (vgl. Maße von 110 Mc V von *U. spelaeus* in Schütt 1969a: 100). Der vorliegende Mc V dürfte von einem ziemlich großen, wahrscheinlich männlichen Braunbären sein (vgl. Kurtén 1977, Tab. 10).

Ursus spelaeus Rosenmüller & Heinroth 1793

Taf. 2, Fig. 2

Material und Maße:

Inv.-Nr.	Objekt
31423	Unterkiefer dext. mit C-M_3, C inf.-Fragm. sin.; L C-M_3 209,5 L P_4-M_3 114,0 LMR 93,5 C inf. 35,5x23,5 P_4 17,8x12,5 M_1 31,5x13,0x15,5 M_2 32,0x19,0x19,5 M_3 30,0x20,5

31424	C sup.-Bruchst.
31989	Ulna prox. sin.
32245	Atlasbruchst. (Fovea articularis cran. sin.), Zuordnung unsicher.

Von einem stattlichen, männlichen Höhlenbären ist der rechte Unterkiefer mit vollständiger Bezahnung. Die Zähne zeigen noch keinerlei Abkauungsspuren. Die Zahnmaße liegen z. T. noch über den Maxima der entsprechenden Werte der Höhlenbären von Ehringsdorf (vgl. KURTÉN 1975: 469). Der P_4 ist durch die Zusatzhöcker typisch spelaeoid, der M_1 gleicht ungefähr jenem aus der kleinen Stichprobe von Taubach (KURTÉN 1977: 377). Selbst in den Höhlenbärenpopulationen der Brillenhöhle und der Rübeländer Höhlen im Harz hätte der Seckendorffer Höhlenbär zu den größten gezählt (vgl. BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1973, Tab. 15; SCHÜTT 1969a: 98). Ein sehr stark abgekauter Caninus sup. (Nr. 31424), dessen Schmelz zum großen Teil abgerieben ist, belegt einen zweiten, senilen Höhlenbären. Das Bruchstück einer Ulna (Nr. 31989) kann aufgrund der Größe ohne größere Vorbehalte als Höhlenbärenrest bestimmt werden. Der linke Teil der Fovea articularis cran. eines Atlas (Nr. 32245) paßt zwar der Größe nach auch zu *Ursus spelaeus*, wie der unmittelbare Vergleich mit mehreren Atlanten von Höhlenbären vom Vogelherd im Lonetal zeigt, er wird aber nur mit Vorbehalt zu dieser Art gerechnet.

Insgesamt spielen die Bären in der Seckendorffer Carnivorenfauna eine untergeordnete Rolle.

Familie Mustelidae SWAINSON 1835

Gattung *Mustela* LINNAEUS 1758

Mustela putorius LINNAEUS 1758 vel *eversmanni* LESSON 1827

Taf. 1, Fig. 6–8

Material und Maße:

Inv.-Nr.	Objekt	Maße			
32528	Cd inf. sin.				
32529	Pelvis sin.	GL 39,8	LAR 6,4	LFo 10,5	
	+Pelvis dext.	GL 40,2	LAR 6,7	LFo 10,5	
	+Femur dext.	GL 45,5	Bp 10,0	KD 3,5	Bd 10,0
	+Tibia dext.	GL 48,5	Bp 9,6	KD 3,3	Bd 7,0
	+Fibula sin.	GL 44,5			
	+Fibula dext.	GL 44,5			
32530	Femur sin.	GL 44,5	Bp 10,0	KD 3,5	Bd 10,0
32531	Tibia prox. sin.	Bp 9,4			

Die postcranialen Knochen stammen wahrscheinlich alle von einem Individuum. Sie wurden in verschiedenen Fundquadraten geborgen und deshalb mit drei unterschiedlichen Inventarnummern versehen.

Nach den Maßen der Knochen kommen nur Wald- und Steppeniltis in Frage. Für eine Unterscheidung beider Arten bieten postcraniale Skeletteile keinerlei morphologische Kriterien. Vergleicht man die Angaben für Körper-, Schwanz- und Hinterfußlänge rezenter Wald- und Steppeniltisse (HEPTNER u. NAUMOV 1974: 726, 744), so wird ersichtlich, daß aufgrund des ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus bei beiden Arten und wegen der außerordentlich großen metrischen Variabilität eine Unterscheidung beider Taxa mittels postcranialer Knochen kaum möglich ist. *Mustela eversmanni* unterschreitet bei allen drei Maßen die Minima von *M. putorius* und erreicht deutlich höhere Maximalwerte. Es können nur sehr große Knochen neben Schädeln mit einiger Sicherheit als *M. eversmanni* bestimmt werden. Der Vergleich der vorliegenden Funde mit mehreren Skeletten beider Spezies zeigt, daß hier nur die Bestimmung *M. putorius* vel *eversmanni* möglich ist.

Familie Hyaenidae GRAY 1869

Gattung *Crocuta* KAUP 1828

Crocuta crocuta spelaea (GOLDFUSS 1823)

Taf. 3, Fig. 1–3

Material (Maße siehe Tab. 6–11):
Inventarisiert unter den Nummern 31295, 31332–31361, 31363–31380, 31382–31392, 31400–31408, 31415, 31427, 31738, 32123, 32430, 32432, 32484–32488, 32498–32501, 32519, 32540 und 32742.

Die Höhlenhyäne ist in der Seckendorffer Carnivorenfauna zahlenmäßig am stärksten vertreten. Die Funde repräsentieren mindestens 16 Individuen, darunter vier infantile (Milchzähne) und drei senile mit stark abgeriebenem Reißzahn. Der Rest war subadult bis adult. Bei den Jungtieren besteht ein ausgeglichenes Mengenverhältnis zwischen Gebiß- und postcranialen Funden. Die anderen Altersgruppen sind fast ausschließlich durch Zähne und Kieferbruchstücke belegt.

SCHÜTT (1971) stellte Untersuchungen zur phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Crocuta* an. Sie verglich die Mosbacher Tüpfelhyäne mit Höhlenhyänen aus verschiedenen jungpleistozänen Höhlen Deutschlands (Aufzählung der Höhlen in SCHÜTT 1971: 32) und fand eine Höherentwicklung von der alt- zur jungpleistozänen *Crocuta,* die in einer Optimierung des Brechscherenapparates besteht. Die Mosbacher Tüpfelhyäne wurde aufgrund des weniger spezialisierten Backenzahngebisses als *Crocuta crocuta praespelaea* von der jungpleistozänen Höhlenhyäne, *Crocuta crocuta spelaea,* subspezifisch getrennt. Um die Vergleichbarkeit mit den Ergebnissen SCHÜTTS zu gewährleisten, werden in Tab. 11 die gleichen Meßstrecken und Indices benützt wie in der oben genannten Studie.

Beschreibung und Vergleiche

Unterschiede in den Zähnen von *C. crocuta praespelaea* und der Nominatsubspezies bestehen in den Proportionen verschiedener Zahnelemente und in Proportionsverschiebungen innnerhalb der Zahnreihe.

P^4. – Es sind die Längenverhältnisse von Metacon und Parastyl für die Entwicklungshöhe einer Population kennzeichnend. Die relative Metaconlänge, das heißt der schneidende Anteil des Reißzahnes, vergrößerte sich im Laufe der Zeit. Die Befunde am Material der Villa Seckendorff zeigt Tab. 6.

Da an der Einstufung der Seckendorffer Säugetierfauna in das Jungpleistozän kein Zweifel besteht, muß dieser Befund zunächst überraschen. In der Reißzahnspezialisation, die in der relativen Metacon- und Parastyllänge quantifizierbar zum Ausdruck kommt, steht die Seckendorffer Hyäne der primitiveren Mosbacher Form deutlich näher als den anderen jungpleistozänen Höhlenhyänen. In der Form des Parastyls selbst gleicht die Seckendorffer Hyäne der typischen *C. crocuta spelaea* weitgehend. Das Parastyl ist bei 6 von 9 P^4 der vorliegenden Population auch mesial als markante Schneide ausgebildet, zwei haben eine abgerundete Parastylvorderseite, bei einem ist die Vorderkante sehr schwach. Die abgerundete Parastylvorderseite ist

Tab. 6. *Crocuta crocuta spelaea,* Merkmale am P^4 im Vergleich.

Merkmal	n	Variation	m
Metaconlänge in % der Zahnlänge			
Mosbach*	7	40,8–46,0	43,0
Seckendorff	9	41,6–45,8	43,5
Ofnet	7	42,0–47,2	45,2
Irpfel	5	42,7–47,5	45,5
Jungpleistozän*	28	43,3–49,0	45,6
Parastyllänge in % der Zahnlänge			
Mosbach*	7	22,0–25,6	23,4
Seckendorff	9	20,9–24,2	22,6
Ofnet	7	18,3–23,6	20,3
Irpfel	5	16,9–22,1	19,5
Jungpleistozän*	27	18,1–22,9	20,6

* Werte aus SCHÜTT (1971: 47, 48)

für die Mosbacher *Crocuta* kennzeichnend und dort bei 6 von 7 P^4 ausgebildet (SCHÜTT 1971: 49). Sie gilt als altertümliches Merkmal. Insgesamt muß man für die P^4 der Seckendorffer Hyäne eine Dominanz der archaischen Merkmale feststellen.

M^1. – Bei der jungpleistozänen *C. crocuta spelaea* fehlt er häufig bis meistens, bei den Mosbacher Funden ist er durch dessen Alveole nachgewiesen (SCHÜTT 1971: 52). Im vorliegenden Material läßt sich das Vorhandensein eines M^1 nicht nachweisen. Bei drei Oberkieferbruchstücken gestattet der Erhaltungsumfang die Feststellung, daß der M^1 primär fehlte.

P_4. – Die altpleistozäne *C. crocuta praespelaea* unterscheidet sich von den jungpleistozänen Höhlenhyänen durch ein relativ kürzeres Protoconid und ein weniger reduziertes Paraconid. Der Vergleich der relativen Protoconidlängen (Tab. 7) zeigt, daß die Seckendorffer Hyäne und die Höhlenhyänen aus der Ofnet- und Irpfelhöhle auch in den P_4-Proportionen noch nicht das Evolutionsniveau der übrigen jungpleistozänen Hyänen erreicht haben.

Auch in der relativen Zahnbreite des P_4 nimmt die Hyäne der Villa Seckendorff eine intermediäre Stellung ein. Das Maximum von *C. c. praespelaea* wird aber deutlich überschritten (siehe Tab. 11, vgl. SCHÜTT 1971, Tab. 5).

Das Paraconid ist bei keinem der vorliegenden P_4 so markant wie am P_4 des Unterkiefers der Mosbacher Form, den SCHÜTT (1971, Abb. 11) abbildet. Beim Unterkiefer Nr. 31369 ist die labiale Kronenbasis des P_4 unterhalb der Protoconidspitze

Tab. 7. *Crocuta crocuta spelaea,* Protoconidlänge der P_4 in % der Zahnlänge im Vergleich.

	n	Variation	m
Mosbach*	4	52,0–57,0	54,0
Seckendorff	12	53,5–61,2	56,9
Ofnet	8	54,3–59,9	55,9
Irpfel	6	53,1–57,8	55,6
Jungpleistozän*	40	53,4–65,0	58,1

* Werte aus SCHÜTT (1971, Tab. 5)

Tab. 8. *Crocuta crocuta spelaea,* Trigonidlänge des M_1 in % der Zahnlänge im Vergleich.

	n	Variation	m
Mosbach*	3	87,1–88,8	88,1
Seckendorff	12	86,7–92,9	89,7
Ofnet	7	87,5–90,6	88,9
Irpfel	9	87,8–91,5	89,9
Jungpleistozän*	36	87,0–93,4	90,3
Jungpleistozän (Kurtén 1956)	114	86,0–94,3	90,2

* Werte aus Schütt (1971:50)

stark nach oben gebogen, der linguale Talonidrand ist zu einem Entoconidrudiment angeschwollen. Damit zeigt dieses Exemplar, das mit 53,5% die kleinste relative Protoconidlänge aufweist, auch morphologisch deutliche Anklänge an *C. c. praespelaea.* Die anderen 11 P_4 dagegen sind modern, das heißt, der linguale Talonidrand zeigt kein Entoconidrudiment, und die labiale Kronenbasis verläuft in flachem Bogen. Das Gros der P_4 gleicht also morphologisch der typischen jungpleistozänen Höhlenhyäne. Lediglich in den Proportionen haben sie archaische Züge bewahrt.

M_1. – Die Evolutionshöhe des M_1 läßt sich in der Ausdehnung des Trigonids quantifizieren, das in gleichem Maße wie der Metacon des Oberkieferreißzahnes an Länge zunimmt. Die relative Trigonidlänge der Seckendorffer M_1 im Vergleich zeigt Tab. 8.

Obiger Befund ist aufgrund der kleinen Fundmenge von Mosbach nur bedingt aussagekräftig. Alle Werte liegen in der Variationsbreite der jungpleistozänen Population. Die geringfügig kleineren Mittelwerte von Seckendorff, Ofnet- und Irpfelhöhle lassen die süddeutschen Höhlenhyänen etwas primitiver erscheinen als die übrigen des Jungpleistozäns.

P3 inf. und sup. – Morphologisch gibt es keine Unterschiede zwischen den P^3 der alt- und jungpleistozänen *Crocuta.* Infolge der starken Abkauung, der die P3 inf. und sup. in besonderem Maße unterliegen, ist die Kronenhöhe nur in Ausnahmefällen zu messen. Die Werte für Seckendorff liegt in der Mitte der jungpleistozänen Variationsbreite (siehe Tab. 11, vgl. Schütt 1971, Tab. 3).

Von 12 P_3 haben zwei (Nr. 31369, 31374) eine als Hypoconid zu deutende Anschwellung des Schlußcingulums, bei den übrigen fehlt dies mehr oder weniger gänzlich. Ein deutlich als Höckerchen ausgebildetes Paraconid ist bei keinem der P_3 ausgebildet. Wie bei den meisten jungpleistozänen *Crocuta*-P_3 ist an der Kronenvorderseite das Cingulum mäßig verdickt.

P2 inf. und sup. – Die Entwicklungshöhe der P2 zeigt sich in der Talon(id)-vergrößerung, die sich zahlenmäßig im Verhältnis der vorderen zur hinteren Breite ausdrücken läßt (siehe Tab. 9).

In den Breitenindices der maxillaren und der mandibularen P2 ist die Seckendorffer Population modern, das heißt, sie gleicht den anderen jungpleistozänen *spelaea*-Populationen oder steht ihnen zumindest wesentlich näher als der Mosbacher Form.

Größenverhältnisse der Zähne zueinander

Mit den Reißzahnproportionen ändern sich gleichsinnig die Größenbeziehungen der Zähne zueinander. Der Oberkieferreißzahn verlängert sich gegenüber den vorderen Prämolaren. Trägt man die Längenwerte von P^2 und P^4 des linken Oberkiefer-

Tab. 9. *Crocuta crocuta spelaea,* Merkmale der P2 inf. & sup. im Vergleich.

	n	Variation	m
Vordere Breite der P^2 in % der hinteren Breite			
Mosbach*	8	87,0–96,1	92,2
Seckendorff	11	82,0–90,2	86,4
Ofnet	1	–	87,6
Jungpleistozän*	10	81,4–86,1	86,1
Vordere Breite der P_2 in % der hinteren Breite			
Mosbach*	3	83,0–94,6	89,8
Seckendorff	6	82,4–85,9	84,4
Ofnet	4	80,3–84,3	82,8
Irpfel	8	78,4–85,7	83,0
Jungpleistozän	27	72,0–89,4	83,4

* Werte aus SCHÜTT (1971, Tab. 3, 7)

fragments Nr. 31340 von Seckendorff in das LP^2/LP^4-Diagramm bei SCHÜTT (1971, Abb. 6) ein, so liegt der resultierende Wert genau im Bereich der Mosbacher *praespelaea*-Population. In den Längenbeziehungen der Zähne wirkt das Stück archaisch. Der P^2 ist aber mit einem Breitenindex von 82,0 der evoluierteste in der Seckendorffer Population. Der P^4 gehört mit einer relativen Metaconlänge von 45,2% ebenfalls zu den modernsten. Diese Diskrepanz zeigt, daß die Entwicklung der Einzelmerkmale im Hyänengebiß offensichtlich nicht synchron verlief. Die Längenwerte der beiden P^2 und P^4 dext., die einer in Gestalt isolierter Zähne vorliegenden Zahnreihe angehören (Nr. 31343), plazieren dieses Individuum im oben genannten Diagramm genau in den Bereich der jungpleistozänen *spelaea*-Population und weisen es hinsichtlich der Längenbeziehung als modern aus. Hier belegen auch die Einzeldaten der Zähne ein Individuum auf hohem Evolutionsniveau.

Die jungpleistozänen *spelaea*-Populationen unterscheiden sich von der Mosbacher Tüpfelhyäne auch in der Verkürzung des P_4 gegenüber den anderen Backenzähnen. Die Stellung der Seckendorffer Population verdeutlicht die Gegenüberstellung aus SCHÜTT (1971: 62), in der die Längenmittelwerte der einzelnen Zähne prozentual in Beziehung zu den Längenmittelwerten der jungpleistozänen Exemplare in Beziehung gesetzt werden (siehe Tab. 10).

Diese Zahlen verdeutlichen, daß die Seckendorffer Hyänen in der Größe der Zähne den anderen jungpleistozänen in etwa entsprechen, eher etwas kleiner waren.

Tab. 10. *Crocuta crocuta spelaea,* Längenmittelwerte der Backzähne im Verhältnis zu jungpleistozänen Exemplaren (= 100%).

	Mosbach		Seckendorff		Jungpleistozän	
	n	%	n	%	n	%
P^4	7	102,5	8	100,7	28	100
P^3	7	104,0	13	99,2	36	100
P^2	9	105,5	11	95,5	17	100
M_1	3	105,0	12	97,8	36	100
P_4	4	110,0	12	99,2	42	100
P_3	5	106,0	12	100,0	34	100
P_2	3	106,5	7	98,8	34	100

Tab. 11. *Crocuta crocuta spelaea,* Maße der Zähne.

	n	min	max	m	s	V
P_2						
1. Zahnlänge	7	14,8	18,0	16,4	1,05	6,4
2. Höhe außen	4	10,2	11,5	10,8		
3. in % von 1	4	61,4	67,9	64,7		
4. Breite hinten	7	10,6	13,5	12,1	1,14	9,4
5. in % von 1	7	67,9	78,8	73,9	3,57	4,8
6. Breite vorn	6	8,9	11,6	10,3	1,46	11,1
7. in % von 4	6	82,4	85,9	84,4	1,29	1,5
P_3						
1. Zahnlänge	12	21,0	23,8	22,5	0,99	4,4
2. Höhe außen	4	22,7	25,0	23,7		
3. in % von 1	4	100,9	110,1	106,5		
4. Breite vorn	12	14,5	17,0	15,8	0,87	5,5
5. in % von 1	12	66,5	72,9	70,4	1,82	2,6
P_4						
1. Zahnlänge	12	22,7	25,4	23,6	0,89	3,8
2. Protoconidl.	12	12,8	14,2	13,4	0,47	3,5
3. in % von 1	12	53,5	61,2	56,9	2,52	4,4
4. Breite hinten	12	13,3	15,6	14,3	0,67	4,7
5. in % von 1	12	57,8	65,8	60,5	2,48	4,1
M_1						
1. Zahnlänge	12	29,6	32,1	31,4	0,87	2,8
2. Trigonidl.	13	26,0	29,2	28,0	0,83	3,0
3. in % von 1	12	86,7	92,9	89,7	1,71	1,9
4. größte Breite	13	12,3	14,6	13,5	0,71	5,3
5. in % von 1	12	41,0	47,6	43,4	1,89	4,4
P^2						
1. Zahnlänge	11	14,8	18,8	17,1	1,07	6,3
2. Höhe außen	4	10,4	13,5	12,2	–	–
3. in % von 1	4	70,3	76,7	73,5	–	–
4. Breite hinten	11	11,0	15,0	13,0	0,99	7,6
5. in % von 1	11	71,0	80,8	76,2	3,27	4,3
6. Breite vorn	11	9,8	12,3	11,2	0,78	7,0
7. in % von 4	11	82,0	90,2	86,4	2,80	3,2
P^3						
1. Zahnlänge	13	23,0	26,0	25,0	1,04	4,2
2. Höhe außen	1	–	–	25,0	–	–
3. in % von 1	1		–	107,3	–	–
4. Breite hinten	13	16,3	20,5	18,8	0,97	5,2
5. in % von 1	13	70,0	81,3	75,3	3,5	4,6
P^4						
1. Länge außen	9	39,4	43,5	40,3	1,50	3,7
2. Länge innen	8	38,4	44,6	42,6	1,98	4,6
3. in % von 1	8	99,0	112,1	104,9	4,31	4,1
4. Metaconlänge	9	16,3	18,5	17,6	0,78	4,4
5. in % von 1	9	41,6	45,8	43,5	1,54	3,5
6. Metacondicke	9	11,3	13,0	12,3	0,59	4,8
7. in % von 1	9	28,5	32,7	30,5	1,58	5,2
8. in % von 4	9	65,6	75,9	70,3	3,19	4,5
9. Paraconlänge	9	13,7	15,8	14,6	0,67	4,6
10. in % von 1	8	33,8	40,1	36,1	2,16	6,0
11. Länge Pa+Me	9	30,4	33,3	31,3	0,95	3,0
12. in % von 1	9	75,8	79,1	77,4	1,05	1,4
13. Breite vorn	8	19,3	24,2	22,5	1,76	7,8
14. in % von 1	8	49,5	60,8	55,4	4,06	7,3

Sie zeigen vor allem, daß die Verkleinerung gegenüber der Mosbacher Form in besonderem Maße den P_4 betraf. Im Mittel entspricht also die Seckendorffer Stichprobe im Spezialisationsgrad, der in den Zahnlängenbeziehungen des Unterkiefers zum Ausdruck kommt, durchaus anderen jungpleistozänen *spelaea*-Populationen.

Für die P^3 aus der Kent's Cavern (n=54, Würm) errechnete Kurtén (1978) ein durchschnittliches Breiten/Längen-Verhältnis von 0,742, für Tornewton (n=59, Eem) 0,773. Bei den 13 vorliegenden P^3 liegt der entsprechende Wert mit 0,753 näher beim Würm-zeitlichen.

Das Längenverhältnis zwischen P_2 und P_3, ausgedrückt in der Relation LP_2/LP_3, beträgt im Mittel: Eem 0,81, Würm 0,733. Die Werte für Seckendorff variieren bei einem Mittelwert von 0,72 (n=7) von 0,67 bis 0,76 und zeigen damit deutlich eine Würm-zeitliche Relation an. Im LP_2/LP_3-Diagramm mit den 95%-Äquiprobabilitäts-Ellipsen für Eem und Würm (Kurtén 1975, Abb. 2) würden alle sieben Einzelwerte in der Würm-Ellipse liegen und keiner in der Eem-Ellipse.

Die hier erzielten Ergebnisse scheinen einander zu widersprechen. Versucht man die Seckendorffer Population gemäß der Methodik Schütts stammesgeschichtlich einzuordnen, so fällt teilweise eine Persistenz, in einigen Merkmalen sogar eine Dominanz archaischer Charaktere auf. Vergleichen wir die Seckendorffer Werte mit denen von Kurtén für Eem und Würm erarbeiteten, so spricht nichts gegen eine Einordnung der Seckendorffer Hyänenpopulation in das frühe Würm.

Familie Felidae Gray 1821

Gattung *Panthera* Owen 1816

Panthera leo spelaea (Goldfuss 1810)

Taf. 3, Fig. 4–6

Material und Maße (siehe auch Tab. 12):

Inv.-Nr.	Objekt
31410	Unterkiefer sin. mit D_3-D_4, D_3 13,7x6,0 D_4 18,6x7,5
	Radius prox. dext.
31411	C inf. dext.
31412	C inf. dext.
31413	P_4 sin. 27,5x14,0
31414	P_4 dext. 27,5x14,0 (zu 31413)
31416	Radius prox. 2/3 dext., Bp 46,5 Tp 32,2
31417	Radius sin., dist. abgebrochen (zu 31410 ?)
31418	Mt II sin. GL 127,5 KD 15 Bd 24,5
31419	Mt III sin. GL 141 KD 18,3 Bd 23
31420	Mt IV sin. GL 142 KD 18 Bd 25,5 (zu 31419)
31421	Mt IV-Bruchst. sin.
31739	M_1-Trigonid sin.
31988	Humeruscorpus dist. sin.
32243	Humeruscorpus sin.
32244	Humeruscorpus dist. dext.
32247	Tibiacorpus sin.

Die wenigen Löwenreste repräsentieren zwei adulte Höhlenlöwen (2 linke Humeri, 2 rechte Radien) und mindestens einen Junglöwen (Unterkiefer mit Milchzähnen, Atlas).

Von den wenigen Zähnen sind nur die beiden geringgradig abgekauten P_4 für die Bestimmung der Subspezies geeignet; beide Zähne gehören mit Sicherheit zu einem Individuum.

Tab. 12. *Panthera leo spelaea,* Maße und Indizes der P_4 im Vergleich.

	V. Seckendorff		Aufhausen	Ofnet
Maß/Index	31413	31414	32657.94	32707
1. Gesamtlänge	27,5	27,5	24,7	30,4
2. Protoconidhöhe	18,8	18,6	17,5	22,4
3. 2 in % von 1	68,4!	67,6!	70,9	73,5!
4. Protoconidlänge	12,2	12,7	12,7	16,0
5. 4 in % von 1	44,4	46,2	47,5	52,5
6. 4 in % von 2	64,9	68,3	–	71,5
7. max. Breite	14,0	14,0	13,9	ca. 16,6
8. 7 in % von 1	50,9	50,9	52,5	ca. 54,5
9. vordere Breite	11,1	11,5	11,4	13,2
10. 9 in % von 1	40,4	41,8	43	43,5
11. 9 in % von 7	79,3	82,1	82	79,5
12. min. mittl. B	11,4	11,3	10,4	11,6
13. 12 in % von 1	41,5	41,1	42,1	43,0
14. 12 in % von 7	81,4	80,7	83,2	90,6
15. 12 in % von 9	102,7	98,3	99,0	100,9

	Sibyllenhöhle		Burgtonna*	Ehringsdorf*
Maß/Index	9993.1	9993.2		
1. Gesamtlänge	30,2	27,8	26,4	30,4
2. Protoconidhöhe	20,4	18,8	–	22,4
3. 2 in % von 1	67,5	67,6	–	73,5!
4. Protoconidlänge	14,0	14,4	12,5	16,0
5. 4 in % von 1	46,4	51,8	47,5	52,5
6. 4 in % von 2	68,8	76,6	–	71,5
7. max. Breite	14,5	14,5	13,9	ca. 16,6
8. 7 in % von 1	48,0	52,2	52,5	ca. 54,5
9. vordere Breite	12,5	11,8	11,4	13,2
10. 9 in % von 1	41,4	42,4	43	43,5
11. 9 in % von 7	86,2	81,4	82	79,5
12. min. mittl. B	12,0	11,2		
13. 12 in % von 1	39,7	40,3		
14. 12 in % von 7	82,8	77,2		
15. 12 in % von 9	96,0	94,9		

* Werte aus Hemmer (1978, Tab. 2)

Schütt (1969b: 210, Tab. 3) wies eine relative Längenzunahme des P_4-Protoconids der jungpleistozänen *Panthera leo spelaea* gegenüber der altpleistozänen *Panthera leo fossilis* nach. Die Werte für die relative Protoconidlänge liegen hier im unteren Drittel der Variationsbreite jungpleistozäner Höhlenlöwen und sind geringer als bei den anderen in Tab. 12 aufgelisteten jungpleistozänen Höhlenlöwen. Die meisten übrigen Maße und Indizes (siehe Tab. 12) der beiden vorliegenden P_4 passen zu den entsprechenden Werten beider Subspezies. Die relative Protoconidhöhe liegt hier über dem Maximum von *P. l. spelaea* bei Schütt l. c. In diesem Maß wird der Seckendorffer Löwe nur vom Ehringsdorfer, den Daxner-Höck (1975: 488) als *Panthera spelaea* bestimmte, übertroffen. Auch die Höhlenlöwen aus der Ofnet- und der Aufhauser Höhle zeichnen sich durch hohe Werte für die relative

Protoconidhöhe aus. Eine mehr oder weniger sichere Bestimmung der beiden P_4 als *P. l. spelaea* gestatten die relativ geringe vordere Breite (Maß 9) und die relativ geringe minimale mittlere Breite (Maß 12). Einschränkend muß hinzugefügt werden, daß die Untersuchungen SCHÜTTS zum Teil auf schmaler Materialgrundlage basieren. Ob die beiden P_4 noch halbwegs sicher einer der beiden Subspezies zugewiesen werden könnten, wenn die metrische Variabilität von *P. l. fossilis* bekannt wäre, ist zu bezweifeln.

Die alveolare Länge von D_3-D_4 am Unterkiefer Nr. 31410 beträgt ca. 37 mm gegenüber 32 mm beim Junglöwenunterkiefer aus der Brillenhöhle (BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1973: 24).

Vergleichsmaße zum postcranialen Skelett liefern nur die Höhlenlöwen aus den Rübeländer Höhlen (SCHÜTT 1969a: 105). Die wenigen Maße lassen nur den Schluß zu, daß sich die Rübeländer und die Seckendorffer Höhlenlöwen in der Größe nicht wesentlich unterschieden.

Familie Elephantidae GRAY 1821

Gattung *Mammuthus* BURNETT 1830

Mammuthus primigenius (BLUMENBACH 1799)

Taf. 4, Fig. 1–6

Material (Maße siehe Tab. 13–14):
Inventarisiert unter den Nummern SMNS 32439–32483, 32564–32581, 32746, 32747.

Die Reste des Mammuts stammen von mindestens acht Individuen. Ein Humeruscorpus belegt ein neonates Mammut. Je vier Humerus- und Femurcorpora bezeugen infantile bis juvenile Elefanten. Drei weitere Femurcorpora weisen auf adulte Tiere hin. Die übrigen postcranialen Knochen sind von subadulten bis adulten Mammuten. Diese Reste erhöhen die Mindestindividuenzahl aber nicht. Die Gebißreste spiegeln in etwa die an den Knochen gewonnene Altersverteilung der Seckendorffer Mammutpopulation wider. Sie belegen ebenfalls mehr Jungtiere als adulte. Unter den adulten fallen insbesondere die Gebißreste sehr alter Tiere auf. Insgesamt repräsentieren die Funde überwiegend sehr junge und alte, also vornehmlich schwache Elefanten, die eine leichtere Beute von Raubtieren sind. Diese Altersverteilung ist für einen Hyänenfraßplatz naheliegend, da kaum vorstellbar ist, daß Hyänen gesunde, ausgewachsene Mammute erlegen.

Die M3 der Elefanten, insbesondere die des Oberkiefers, sind für die Abschätzung der Entwicklungshöhe, und damit auch biostratigraphisch, relevant. Unter den vorliegenden Gebißresten sind lediglich einige Milchmolaren mehr oder weniger vollständig erhalten. Die Gegenüberstellung der wichtigsten kennzeichnenden Parameter, wie Lamellenformel, Kronenlänge und Längenlamellenquotient (siehe Tabelle 13) gestattet die Feststellung, daß die Seckendorffer Mammute hinsichtlich der Entwicklungshöhe der Milchmolaren in der Variationsbreite letzteiszeitlicher Mammute anderer Fundstellen, wie Aufhauser Höhle, Große Ofnet, Vogelherd, Lindentaler Höhle, Teufelslucken und Salzgitter-Lebenstedt, liegen. Der M_3 (Inv.-Nr. 32444) stammt, wie die starke Abkauung zeigt, von einem alten Tier. Da die Lamellen bei Unterkieferzähnen zur Zahnbasis divergieren, wird der LLQ mit zunehmender Abkauung des Zahnes höher, d. h., es entsteht der Eindruck eines höheren phylogenetischen Alters bei Tieren mit hohem individuellen Alter. Somit ist der LLQ von

Tab. 13. *Mammuthus primigenius*, Milchmolaren im Vergleich.

1. Fundort	Se	AH	AH	GO	GO	Vo	Li	Tl
2. Inv.-Nr.	32451	1034	1036	32787	32788	(Tü)	(Ge)	669
3. Zahnpos.	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2
4. LF	−7x	x6x!	x8x	(x)7x	x!7x	(x)7x!	x8x	x8(x)
5. L_{Krone}	61	54	61	56	55	53	58	53
6. LLQ	8,13	7,45	6,78	7,47	7,33	6,6	6,8	6,4

1.	Tl	Tl	Sa	St	St	Se	Se	AH	AH
2.	664	o. Nr.	M 22	210	209	32457	32455	1038	1039
3.	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2
4.	x8(x)	x8(x)	x6x	−6x!	−6x!	x!6(x)	x6x	x8x	x!8x
5.	58	59	55	60	62	55	64	59	64
6.	7,0	7,2	7,86	8,89	9,19	7,86	9,14	6,74	6,92

1.	GO	Vo	Vo	Li	Tl	Sa
2.	32792	(Tü)	(Tü)	Ge	o. Nr.	M 25
3.	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2	m^2
4.	(x)8x	(x)7x	x7x	x!8x	x8(x)	x6x
5.	62	58	61	67	66	ca.60
6.	7,09	7,2	7,6	7,4	7,8	ca.8,57

Erläuterung der Abkürzungen
LF Lamellenfrequenz L_{Krone} Kronenlänge LLQ Längenlamellenquotient Se Villa Seckendorff AH Aufhauser Höhle GO Große Ofnet St Steinheim a. d. Murr Vo Vogelherd (Werte aus Adam 1966: 52) Li Lindentaler Höhle Sa Salzgitter-Lebenstedt (Werte aus Guenther 1981: 40)

Bei der Berechnung des LLQ wurde der Talon als halbe Lamelle gerechnet, ein starker Talon, x!, als Dreiviertellamelle, ein schwacher Talon, (x), als Viertellamelle.

12,45 des besagten Molaren zu hoch. Daß die Molaren seniler letztglazialer Mammute noch höhere Längen-Lamellen-Quotienten erreichen können und damit primitiver wirken als ihrem stratigraphischen Alter entspricht, zeigt Adam (1988: 43 ff., Abb. 16–19, Tab. 9) an mehreren M3 von Mammuten von württembergischen Fundstellen. Die in Tabelle 14 zusammengefaßten Angaben zu diesen M_3 sind Adam (l. c., Tab. 9) entnommen.

Die Schmelzdicke ist bei den Seckendorffer Mammutmolaren geringer als bei den Molaren der Riß-eiszeitlichen Steppenelefanten von Steinheim a. d. Murr. Auf eine genaue metrische Angabe der Schmelzdicke der Lamellen wurde verzichtet, da keine reproduzierbaren und vergleichbaren Werte zu erzielen sind. Die Einzellamellen bzw. deren Bruchstücke (z. B. Inv.-Nr. 32448, 32449, 32453) zeigen die für *M. primigenius* typische, feine Körnelung des Schmelzes (Taf. 4, Fig. 2).

Tab. 14. *Mammuthus primigenius* aus dem letzten Glazial, stark abgekaute M_3 im Vergleich (nach Werten aus Adam 1988, Tab. 9).

Inv.-Nr./Seite		Fundort	Lamellenformel	L_{Krone}	LLQ
3005	sin.	Jungingen	∞13x	214	13,8
3698	dext.	Kirchheim	−11x	160	15,0
4483	dext.	Weinsberg	∞10x	176	16,2
4483	sin.	Weinsberg	∞ 9x	175	16,8
32444	dext.	Seckendorff	∞15x	224	12,5

Faßt man die quantifizierbaren und die subjektiven Eindrücke zusammen, so gewinnt man doch die Gewißheit, daß die Seckendorffer Mammutpopulation zum jungpleistozänen *M. primigenius* gehört. Im folgenden werden die auswertbaren Zähne einzeln dokumentiert. Ich übernehme hierbei in etwas vereinfachter Form das von ADAM (1966: 42 ff.) angewandte Schema. m steht für die Milchmolaren, die ersten drei Zähne der Zahnfolge, M für die vierten bis sechsten Zähne der Dentitionsfolge, die M_1 bis M_3.

Inv.-Nr. 32451

Zahnpos.	m^2 sin.
Lamellenformel	−7x
L_{Krone}	61
$L_{Kaufläche}$	61
$B_{Lamelle}$	44 (IV)
$H_{Lamelle}$	24 (VI) intern 15,5 (VI) extern
LLQ	61:7=8,13 34 (IV-VII intern):4=8,5 34 (IV-VII extern):4=8,5
DLI	813:61=13,33
angekaute Lamellen	x−x
vollständige Schmelzfig.	II−VII
verschmolzene Lamellen	I−II
Lage der Verschmelzung	median bis extern
Schmelzfaltung	Kleinfaltung
Kauflächenmerkmale	breitoval, größte Breite +/− in der Mitte, lingual gerade, labial konvex, von dist.- prox. konvex, von extern nach intern geneigt, geringe Lamellenüberragung
Form der Schmelzfig.	unregelmäßig bandförmig, bei II und III Rückversetzung der Externhälfte durch Pression
Form der Lamellen	± parallel zur Krone, zur Basis an Dicke zunehmend
Wurzelbildung	stark, Wurzeln abgebrochen
Erhaltungszustand	mäßig
Bemerkungen	Zementanlagerungen teilweise beschädigt, keine Pressionsmarken erkennbar

Inv.-Nr. 32450 b

Zahnpos.	m^3 sin.
Lamellenformel	x7−
L_{Krone}	58
$L_{Kaufläche}$	30
$B_{Lamelle}$	28 (I) akral, ohne Zement 30 (II) akral, o. Z. 44 (III) basal, mit Zement
$H_{Lamelle}$	− beschädigt
LLQ	58:7,5=7,73
DLI	750:58=12,93
angekaute Lamellen	x−III
vollstandige Schmelzfig.	keine
verschmolzene Lamellen	keine
Schmelzfaltung	Kleinfaltung
Kauflächenmerkmale	gerundet dreieckig, prox.-dist. plan, extern-intern stark geneigt, kaum Lamellenüberragung
Form der Lamellen	pfeilerförmig, ± parallel
Einfallen d. Lamellen	von Kaufläche ca 70° distalwärts

Wurzelbildung	Wurzeln abgebrochen, waren noch dünn
Erhaltungszustand	mäßig, ab VII. Lamelle prox. abgebrochen, Kaufläche von 2 Querrissen durchzogen, deshalb Längenwert um 2 mm vermindert
Bemerkung	dünne Zementhülle größtenteils erhalten, zu selbem Individuum wie 32450 a

Inv.-Nr. 32450 a

Zahnpos.	m^3 dext.
Lamellenformel	x8–
L_{Krone}	ca. 65 (Querrisse !)
$L_{Kaufläche}$	ca. 40
$B_{Lamelle}$	43 (III) mit Zement
$H_{Lamelle}$	64 (IV) intern
	58 (IV) extern
LLQ	65:8,5=7,65
DLI	850:65=13,08
angekaute Lamellen	x–IV
vollständige Schmelzfig.	I
verschmolzene Lamellen	x–I
Lage der Verschmelzung	extern
Schmelzfaltung	mäßige Kleinfaltung bei I
Kauflächenmerkmale	hohes gleichschenkliges Dreieck mit ± geraden Kanten prox.-dist. plan bis schwach konvex, extern-intern stark geneigt, geringe Lamellenüberragung
Form der Schmelzfigur	I unregelmäßig bandförmig
Art der Verschmelzung	lateraler Seitenpfeiler bei II breit
Form der Lamellen	pfeilerförmig, parallel, basalwärts an Dicke und Breite zunehmend
Einfallen der Lamellen	von Kaufläche ± 65° distalwärts
Mammillenbildung	an IV pro Pfeiler 2 Mammillen zählbar
Wurzelbildung	Wurzeln noch dünn, externe Vorderwurzel trägt I–III, interne Vorderwurzel III–V, Hinterwurzel extern ab IV, intern ab VI
Erhaltungszustand	Krone mit mehreren Querrissen (Längenmaß um 7 mm vermindert), prox. ab VIII. Lamelle abgebrochen
Bemerkungen	mäßige Zementumhüllung teilweise erhalten, zum selben Individuum wie 32450 b

Inv.-Nr. 32457

Zahnpos.	m_2 sin.
Lamellenformel	–6x
L_{Krone}	55
$L_{Kaufläche}$	55
$B_{Lamelle}$	31,5 (III)
	34 (IV)
$H_{Lamelle}$	–
LLQ	55:6,5=8,46
	30 (II–V extern):4=7,5
	30 (II–V intern):4=7,5
DLI	650:55=11,82
angekaute Lamellen	x–x
vollständige Schmelzfig.	I–V
verschmolzene Lamellen	keine
Schmelzfaltung	Kleinfaltung
Kauflächenmerkmale	längsoval, intern gerade, extern konvex, geringe Lamellenüberragung, ± plan
Form der Schmelzfalten	unregelmäßig bandförmig
Form der Lamellen	pfeilerförmig, parallel, basalwärts an Dicke und Breite zunehmend
Einfallen der Lamellen	von Kaufläche ca 70° distalwärts

Wurzelbildung	Vorderwurzel trägt Dentinplanum und I, Hinterwurzel abgebrochen
Erhaltungszustand	mäßig
Bemerkungen	Zementumhüllung fehlt, prox. interne Pressionsmarke

Inv.-Nr. 32455

Zahnpos.	m_2 dext.
Lamellenformel	−6x
L_{Krone}	64
$L_{Kaufläche}$	64
$B_{Lamelle}$	35,5 (IV) ohne Zement 38,5 (IV) mit Zement
$H_{Lamelle}$	23 (V) extern 20 (V) intern
LLQ	64:6,75=9,48 35 (II−V extern):4=8,75 34 (II−V intern):4=8,5 $\bar{x}=8,63$
DLI	675:6,4=10,55
angekaute Lamellen	x−x
vollständige Schmelzfig.	I−VI
verschmolzene Lamellen	I mit II
Lage der Verschmelzung	median
Schmelzfaltung	Kleinfaltung
Kauflächenmerkmale	prox.-dist. leicht konkav, extern-intern geneigt, mäßige Lamellenüberragung
Form der Schmelzfalten	unregelmäßig bandförmig
Art der Verschmelzung	intermediär
Wurzelbildung	Wurzeln stark, Vorderwurzel trägt Dentinplanum-I, Hinterwurzel II−x
Erhaltungszustand	gut
Bemerkungen	Zementumhüllung erhalten, prox. unmittelbar unter Kaufläche mediane Pressionsmarke

Inv.-Nr. 32454

Zahnpos.	m^3
Lamellenformel	−1 1/2x
$B_{Lamelle}$	44 (I) max.
Bemerkungen	Proximalbruchstück, keine Ankauung, keine Zementauflagerung, Halblamelle

Inv.-Nr. 32440

Zahnpos.	m^3 sin.
Lamellenformel	−2x
$B_{Lamelle}$	37 (I) ohne Zement
$H_{Lamelle}$	53 (I) intern 50 (I) extern
Bemerkungen	Proximalbruchstück, mäßig dicke Zementumhüllung beschädigt, prox. Pressionsmarke in interner Hälfte hat Talon nach extern abgedrängt

Inv.-Nr. 32444

Zahnpos.	M_3 dext.
Lamellenformel	∞15x
L_{Krone}	224
$L_{Kaufläche}$	205
$B_{Lamelle}$	75 (VIII) akral ohne Zement 86 (VIII) mit Zement

H_{Lamelle}	nur scheinbare H feststellbar, da Lamellen basal stark nach proximal umbiegen, intern durch fließenden Übergang Grenze zwischen Lamellenbasis und Wurzel nicht genau festzulegen, H (XII) extern ca. 82
LLQ	224:15,5=14,45 69 (II–VI median) : 5=13,8 107 (III–X median) : 8=13,38 118 (VI–XV median):10=11,8 65 (X–XV median) : 6=10,8 : $\bar{x}$=12,45
DLI	1550:224=6,92
angekaute Lamellen	I–XV
vollständige Schmelzfig.	I–IX
verschmolzene Lamellen	I mit II
Lage der Verschmelzung	extern und intern, von I nur noch Teil der Rückwand erhalten
Schmelzfaltung	mäßige Kleinfaltung
Kauflächenmerkmale	längsoval, prox.-dist. konkav, intern-extern geneigt, mäßige Lamellenüberragung, Dentinplanum auf Abrasionsniveau, Lamellen verbogen, externe Hälfte relativ nach prox. verschoben, ab VII zunehmend stark
Art der Verschmelzung	– . –
Einfallen der Lamellen	I–VI ca. 45° distalwärts VI-X ca. 60–70° distalwärts ab X ca. 90°
Wurzelbildung	Wurzeln abgebrochen, waren stark
Erhaltungszustand	mäßig bis schlecht, starke Zementumhüllung teilweise beschädigt, Kaufläche angelöst

Familie Equidae Gray 1821

Gattung *Equus* Linnaeus 1758

Equus germanicus Nehring 1884 und *Equus hydruntinus* Regalia 1905

Die Equiden wurden in einer separaten Arbeit von Forsten & Ziegler (1995) vorgestellt. *Equus germanicus* ist mit 43 Individuen, die knapp ein Drittel der gesamten Großsäugerfauna der Villa Seckendorff stellen, die häufigste Art unter den Großsäugetieren. Obgleich es etwas größer als der Typus von Remagen ist, handelt es sich um einen typischen Vertreter von *Equus germanicus*.

Der zweite Equide ist *Equus hydruntinus*, ein kleines stenonides Pferd. Mit Resten von mindestens neun Individuen ist die vorliegende Stichprobe eine der umfangreichsten dieser Art.

Familie Rhinocerotidae Owen 1845

Gattung *Coelodonta* Bronn 1831

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach 1807)

Taf. 5, Fig. 1–8

Material (Maße siehe Tab. 15–16):
Inventarisiert unter den Nummern SMNS 32003–32009, 32012–32039, 32043–32046, 32059–32064, 32261, 32264, 32555–32563.

Die Reste des Fellnashornes stammen von mindestens acht Individuen (7 linke Astragali, Tibia eines neonaten Tieres). Milchzähne belegen zwei Jungtiere, stark abgekaute Oberkiefermolaren zwei senile Nashörner. Alle Zähne des Dauergebisses, Tab. 15. *Coelodonta antiquitatis,* Maße der Zähne im Vergleich.

Fundort	Inv.-Nr.	Zahn	Länge	Breite	Höhe	Abkauung
Se	32059	D^2	24,0	27,0	(18)	+++
AH	987	D^2	26,0	29,0	17,0	+++
AH	1018	D^2	29,0	29,0	21,0	++
IH	32751	D^2	25,5	28,0	20,5	++
IH	32752	D^2	30,0	30,3	24,0	+
Se	32060	D^3	33,0	39,0	26,5	++
Se	32061	D^3	35,0	37,0	36,5	+
Se	32004	D^3	(37)	38,5	27,5	++
AH	1016	D^3	38,5	38,0	25,5	++
AH	987	D^3	35,0	37,0	20,0	+++
AH	985	D^3	34,0	40,0	22,5	++
IH	32753	D^3	38,5	38,0	17,5	+++
IH	32754	D^3	33,5	36,0	22,0	++
IH	32755	D^3	36,0	35,0	28,0	+
Se	32005	D^4	38,0	45,5	45,5	+
AH	1017	D^4	41,0	44,0	40,5	++
AH	987	D^4	43,5	41,4	29,5	+++
AH	985	D^4	44,0	44,5	39,0	++
IH	32756	D^4	42,0	42,0	40,0	Keim
IH	32757	D^4	40,5	42,5	41,0	Keim
Se	32009	M^2	43,0	46,0	30,0	+++
AH	983	M^2	47,0	52,5	65,0	+
AH	986	M^2	50,5	60,0	53,0	++
AH	984	M^2	47,0	52,5	66,0	+
AH	1003	M^2	47,0	54,0	63,5	+
AH	999	M^2	53,0	62,0	57,0	++
AH	999	M^2	53,0	62,0	56,0	++
AH	1004	M^2	46,5	54,5	66,5	+
AH	1000	M^2	49,5	55,0	54,0	++
AH	1000	M^2	49,5	57,5	55,0	++
AH	1001	M^2	48,5	56,5	57,5	++
AH	1014	M^2	47,0	55,0	62,5	+
AH	1010	M^2	46,0	49,5	59,0	Keim
AH	1010	M^2	45,5	49,5	59,0	Keim
AH	1009	M^2	45,5	46,0	54,5	Keim
AH	1009	M^2	46,0	48,0	57,0	Keim
IH	32761	M^2	49,0	55,0	46,0	++
Se	32063	D_1	16,5	12,0	(16)	++
Se	32064	D_1	13,5	11,5	14,0	++
Se	32063	D_2	27,0	16,3	(19)	++
Se	32063	D_2	27,5	16,5	(19)	++
Se	32064	D_2	26,5	15,8	15,5	++
AH	1026	D_2	26,2	16,0	16,0	++
Se	32063	D_3	36,5	21,5	22,5	++
Se	32063	D_3	36,5	21,5	21,5	++
IH	32765	D_3	36,0	20,0	21,0	+
Se	32003	D_4	35,0	22,5	36,5	+
IH	32766	D_4	35,0	23,5	29,0	+

Se = Villa Seckendorff AH = Aufhauser Höhle IH = Irpfelhöhle

Tab. 16. *Coelodonta antiquitatis,* Maße der postcranialen Knochen.

a. Os carpi ulnare (Triquetrum, Pyramidale)

Inv.-Nr.	32025
DAP	(50)
H	58,5

b. Os carpale III (Magnum)

Inv.-Nr.	32026
B	56
H art.	64

c. Tibiadistalenden

Inv.-Nr.	32044	32045	32046
DT dist.	113,5	–	116,0
DAP dist.	87,0	–	88,0
DT art. dist.	92,0	93,0	95,0
DAP art. dist.	69,0	74,5	–

d. Astragalus

Meßstrecke	n	Min.	Max.	m	s	V
DT	8	86,5	99,5	93,1	4,492	4,83
H	9	81,0	93,0	87,8	3,571	4,07
DAPint.	1			65,5		
DT art. dist.	6	78,0	82,0	80,2	1,722	2,15
DAP art. dist.	4	49,0	57,0	52,6		
D Rollkamm	4	62,0	70,0	65,6		
DT max. dist.	7	79,0	86,0	82,8	2,547	3,08

e. Calcaneus

Inv.-Nr.	32023	32024
H	132	136,5
DAP prox.	80,5	–
DAP bec	77,5	81,0
DT sust.	–	95,0
DT prox.	63,0	59,5
DT min. post.	52,5	49,0

f. Metapodien

Inv.-Nr.	32027	32028	32029	32030
Strahl	McIV	MtII	MtII	Mt III
L	–	156,0	–	–
DT prox.	57,0	–	34,5	58,5
DAP prox.	53,0	42,5	44,0	47,0
DT dia.	–	32,5	–	–
DAP dia.	–	31,0	–	–
DT max. dist.	–	42,0	–	–
DT art. dist.	–	40,5	–	–
DAP dist.	–	39,0	–	–

Skizzen der Meßstrecken finden sich in GUERIN (1980), die Entschlüsselung der Abkürzungen im Abkürzungsverzeichnis (Tab. 1).

ein P^3, 4 M^1 und M^2, sind so stark abgekaut, daß es wenig sinnvoll ist, die Maße in der Tabelle darzustellen. Aber auch diese Zähne zeigen die für *Coelodonta* charakteristische geschlossene Medifossette, den rauhen Schmelz und die teilweise erhaltene Zementbedeckung des Zahnschmelzes. Die postcranialen Knochen sind stark verbissen. Die wenigen Bruchstücke von Scapula, Humerus, Ulna, Radius und Femur lieferten deshalb keine Maße. Die Maße der übrigen vorhandenen postcranialen Knochen sind in Tabelle 16 zusammengestellt. Die Meßstrecken der Knochen sind Guérin (1980) zu entnehmen. Für die Zähne gelten die in Dietrich (1945: 53) erläuterten Meßstrecken. Die Höhe wurde an allen Zähnen gemessen. Der Abkauungsgrad ist wie folgt gekennzeichnet: + geringgradig abgekaut, ++ mittelgradig abgekaut, +++ stark abgekaut. Als Zähne seniler Tiere gelten solche unter 15 mm Höhe. Sie wurden nicht vermessen. Die von Guérin (1980) vorgeschlagene Länge des Ectolophes, die sich sehr stark mit der Abkauung ändert, liefert keine vergleichbaren Werte.

Der Vergleich der Zahnmaße (siehe Tab. 15, vgl. Lehmann 1954: 83 f.) erlaubt den Schluß, daß sich die letztglazialen Fellnashörner der Aufhauser Höhle, der Irpfelhöhle, der Vogelherhöhle und jene der Villa Seckendorff in der Größe nicht unterschieden haben.

Familie Cervidae Gray 1821

Gattung *Megaloceros* Brookes 1828

Megaloceros giganteus (Blumenbach 1803)

Taf. 6, Fig. 1

Material und Maße:

Inv.-Nr.	Objekt und Maße
32105	Abwurfstangenbruchst. sin. Umfang Rose 275
	Umfang Rose über Augsproßansatz 210
	Größter Durchmesser Augsproßansatz ca. 42
	erhaltene Länge 330
32095	$M^{1/2}$ sin. 26,5x(27)x28,7 [LxB_vxB_h]
32097	Unterkieferfragm. sin. m. M_3-Hinterprisma B 20,5
32317	Unterkieferfragm. sin. m. P_2-P_4 u. M_1-Hinterprisma
	P_2 17x11 P_3 23x15 P_4 24x16,5 M_1 B_h 22
32106	Humerus dist. sin. BT 91,5 HTmed 69
32107	Humerus dist. dext. HTmed 62,5
32108	Humeruscorpus dist. dext.
32229	Humerus dist. dext. HTmed 61
32236	Humerus dist. dext. HTmed 63
32117	Ulnafragm. prox. sin.
32109	Radius dext. GL 376 Bp 96,5 BFp 87,5 KD 53 Bd 82 BFd 73,5
32112	Pelvisfragm. dext.
32144	Metacarpus dist. sin. BdC 64,7 Bd 67,2 TdC 36 Td 41,2
32113	Tibia dist. sin. Bd 86 Td 65,5
32114	Tibia dist. dext. Bd 78 Td 55,5
32115	Tibia dist. dext. Bd 90,5 Td 69
32116	Tibia dist. dext. Bd (80) Td 58
32118	Astragalus sin. GLl 83,5 GLm 74 Tl 46 Tm (46) Bd 53
31119	Phalanx 1 GLpe 82 Bp 40 KD 28,5 Bd 34,5
32120	Phalanx 1-Fragm. GLpe 78,5
32411	Calcaneusfragm. dext.

Der Riesenhirsch rangiert in Fund- und Individuenzahl in der Seckendorffer Cervidenfauna an zweiter Stelle hinter dem Edelhirsch. Die vorliegenden Funde repräsentieren mindestens vier Riesenhirsche, belegt durch vier rechte Humerusdistalenden.

Zu den Maßen der vorliegenden Stücke gibt es kaum Vergleichswerte aus der Literatur. In der umfangreichen Cervidenfauna von Weimar-Ehringsdorf nimmt der Riesenhirsch, vertreten durch die Unterart *Megaloceros giganteus germaniae* (Pohlig), hinter Rothirsch und Reh den dritten Rang ein (Kahlke 1975: 209). Die Maße der ersten und zweiten M sup. haben ungefähr die Größe des vorliegenden Exemplares (Nr. 32092). Die Unterkieferzähne der Ehringsdorfer Form sind durchwegs etwas kleiner als die der beiden Seckendorffer Bruchstücke (Nr. 32097, 32317). Die beiden Prämolaren aus dem Unterkieferbruchstück des Taubacher *M. giganteus germaniae* sind ebenfalls etwas kleiner (cf. Kahlke 1977: 212).

Von der abgeworfenen Stange (Nr. 32105) des Seckendorffer Riesenhirsches sind ca. 33 cm bis zum Beginn der Stangenverbreiterung erhalten. Die quergestreckte Form des unmittelbar über der Rose liegenden Augsproßansatzes gibt dieses Stück leicht als Riesenhirschstange zu erkennen. Die vergleichbaren Maße sind kleiner als beim Ehringsdorfer Riesenhirsch.

Zu den Maßen der postcranialen Knochen gibt es keine publizierten Vergleichswerte jungpleistozäner Riesenhirsche.

Diskussion

Der heute allein gültige Gattungsnamen für den Riesenhirsch ist *Megaloceros* Brookes 1828. In der Literatur (z. B. Ambrosetti 1967, Azzaroli 1979) ist gelegentlich *Megaceros* Owen 1844 zu lesen. Nach einem Beschluß der ICZN (Opinion 1566, Bull. zool. Nomenclature **46**/3: 219; 1989) ist dieser Name ungültig.

Kahlke (1975, 1977, 1984) bestimmte die Riesenhirsche von Weimar-Ehringsdorf, Taubach und Weimar-Stadtgebiet als *Megaloceros giganteus germaniae*. Diese Unterart, von Pohlig (1892: 220 ff.) ursprünglich als *Cervus (Euryceros) germaniae* beschrieben, zeichnet sich durch den gedrungenen Bau des Geweihes, durch relativ geringe Spannweite bei großer Schaufelbreite und dicken Stämmen und durch einwärts gekrümmte Schaufelzinken aus (Pohlig 1892: 221). Das vorliegende Geweihbruchstück des Seckendorffer Riesenhirsches läßt keine weitere Beurteilung zu, so daß wir hier von einer Unterartdetermination absehen müssen.

Gattung *Cervus* Linnaeus 1758

Cervus elaphus Linnaeus 1758

Taf. 5, Fig. 9–11

Material und Maße:

Inv.-Nr.	Objekt und Maße
32121	Geweihabwurfbruchst. dext. mit vollständigem Augsproß und ca. 8 cm des Eissprosses, Umfang dist. Rose ca. 155
32122	Abwurfbruchst. sin., Augsproßansatz unmittelbar über der Rose, Umfang der Rose ca. 230 (nicht zu 32121)
32086	D^3 sin. 21,5x12,4x16,0 ($L \times B_v \times B_h$)
	D^4 sin. 18,5x19,5x19,0
	M^1 sin. 22,0x23,2x21,6 (gerade in Reibung)
	(von einem Individuum)

32085	Maxillarbruchst. sin. mit P^2-M^1 + M^2 + M^3 isoliert LPR 50,5 (buccal an Zahnbasis) P^2 18,0x16,4 P^3 17,0x19,0 P^4 15,5x20,0 M^1 21,0x22,5x23,0 M^2 23,5x25,2x25,2 M^3 23,8x25,2x22,4 (mittelstark abgerieben)
32093	P^4 sin. 15,4x22,5
32083	M^1 sin. 22,5x23,0x22,8 (gerade in Reibung)
32143	$M^{1/2}$ sin. Kaurest
32076	D_4 sin. 27,0x13,0
32077	Unterkieferbruchst. mit M_1-M_3, LMR 77,0 (buccal), M_1 21,0x13,0x13,4 M_2 23,0x15,5x15 M_3 31,0x15,0x14 M_3 geringgradig abgerieben
32096	M_3 36x16,2x16 (mittelgradig abgerieben)
32142	Ulna prox. sin. BPc 35,5
32124	Metacarpus dext. GL 294 Bp 47 Tp 34 KD 25,5 BdC 46,5 Bd 48,5 Td med 32
32129	Metacarpus dext. GL 293 Bp 58 Tp 39 KD 34 BdC 55 Bd 59,5 Td med 37
32098	Tibia dist. sin. Bd 50 Td 41 + Astragalus sin. GLl 56,5 GLm 51,5 Tl 30 Tm 29,8 Bd 35,5 + Centroquartale sin. GB 44 GT 41,5 (gehören zusammen)
32126	Tibiacorpus dext. KD 36
32100	Calcaneus dext. GL 115 GB 38
32099	Calcaneus dext. (Tuber ab) GB 44,5 + Astragalus dext. GLl 60,5 GLm 57,5 Tl 33,5 Tm 35 Bd 39,3 (von einem Individuum aus zwei Quadranten)
32101	Centroquartale dext. GB 55 GT 45 + Tarsale secundum et tertium GB 19,6 GT prox. Gelenk 25 GT dist. Gelenk 30 + Tarsale primum + Metatarsus dext. GL 311 Bp 47 Tp 48,5 KD 30 BdC 53 Bd 53,5 Td 34,8
32102	Centroquartale sin. GB 50,5 Gt 46
32103	Tarsale secundum et tertium GB 18,5 GT prox. Gelenk 26 GT dist. Gelenk 27,3
32104	Mt dext. prox. 3/4 Bp 37 Tp 42 KD 24

Weitere fragmentäre Funde: SMNS 31381, 32087, 32125, 32127, 32128, 32228, 32492, 32532, 32534–32537, 32543–32545.

Nach der Anzahl der Funde ist der Edelhirsch der bestdokumentierte Cervide im Fundgut der Villa Seckendorff. Die Funde repräsentieren mindestens sieben Individuen, darunter einen Junghirsch (Milchgebiß), drei Weibchen (schwache Metatarsen) und drei Männchen (zwei nicht zusammengehörige Geweihabwurfbruchst., ein Kalottenbruchst. mit Rosenstockbasen).

Geweih. – Der Erhaltungsumfang der Geweihreste gestattet keine konkreten Aussagen zur Größe der Hirsche. Das besterhaltene Exemplar (Nr. 32121), ein rechtes Abwurfbruchstück mit fast ganz abgebrochener Rose, vollständigem Augsproß und einem Teil des Eissprosses dürfte mit einem Umfang unmittelbar über der Rose von ca. 155 mm von einem schwächeren Hirsch stammen. Das linke Abwurfbruchstück (Nr. 32122) mit einem Rosenumfang von ca. 230 mm kennzeichnet ein deutlich stärkeres Individuum. Das Kalottenbruchstück (Nr. 32537) mit beiden Rosenstockansätzen ist nach der Stärke des Knochens von einem adulten, nach der Größe der Rosenstockansätze von einem sehr schwachen oder jungen Hirsch.

Die vergleichbaren Werte der Edelhirsche von Burgtonna, die Kahlke (1978: 114) als relativ kleine Form charakterisiert, sind 206, 222 und ca. 250 mm Rosenumfang. Aus der Baumannhöhle im Harz gibt es ein Bruchstück einer mächtigen Geweihstange (Umfang der Rose ca. 250 mm) eines Rothirsches (Schütt 1969 a: 109).

Gebißreste. – Die Milchzähne des Edelhirsches von Völklingshofen (HAGMANN 1899: 96, 97) sind mit Längenspannen von 21,5–23,5 (3 D^4) und 28–30 mm (5 D_4) größer als die vorliegenden Exemplare (Nr. 32086, 32076). Die vergleichbaren Stücke aus Weimar-Ehringsdorf (KAHLKE 1975: 214, 219) passen metrisch gut zu unseren. Die Maße der Zähne des Dauergebisses entsprechen ungefähr denen der Eem-zeitlichen Edelhirsche aus den Travertinen des Stadtgebietes von Weimar, von Weimar-Ehringsdorf, Burgtonna und Taubach (KAHLKE 1984: 362 f.; 1975: 223, 226; 1978: 114, 115; 1977: 215). Die zum Teil recht schmalen Vergleichsgrundlagen lassen den Schluß zu, daß sich die Edelhirsche obiger Fundstellen in den Maßen der Zähne weitgehend glichen.

Postcraniale Knochen. – Auch die Maße der Knochen geben keinen Hinweis auf das Vorkommen auffällig starker Hirsche. Da die Seckendorffer Funde in relativ kurzer Zeit eingebettet wurden, die Stichprobe also homogen ist, kann man annehmen, daß die großen Knochen von männlichen und die kleinen eher von weiblichen Hirschen stammen. Die Mehrzahl der Knochenmaße paßt zu jenen von Taubach, Burgtonna und Weimar-Ehringsdorf (vgl. KAHLKE 1977, 1978, 1975). In der Rothirschpopulation von Taubach fällt ein Metatarsus durch seine große Länge (332,9 mm) auf. Für einen letztinterglazialen, kleinen Auehirsch ist dieses Stück ziemlich groß. Die Seckendorffer Hirsche erreichen in den postcranialen Maßen nicht die Extremwerte der Ehringsdorfer. KAHLKE (1975: 238) charakterisiert den Rothirsch aus dem Unteren Travertin (Eem) als relativ geringen Auehirsch und erwähnt eine stärkere Form aus dem Oberen Travertin (Frühwürm). In den Maßtabellen macht KAHLKE allerdings keine Angaben zur Zugehörigkeit zum Unteren oder Oberen Travertin. Wir können nur annehmen, daß die größeren Stücke aus dem Oberen und die kleineren aus dem Unteren Travertin stammen. Grundsätzlich wären die metrischen Unterschiede auch zwanglos mit Geschlechtsdimorphismus zu erklären.

Diskussion

POHLIG (1892) trennte den letztglazialen Rothirsch vom interglazialen subspezifisch ab. Der Würm-zeitliche *Cervus elaphus primigenius* KAUP war größer als die Eem-interglaziale Subspezies *Cervus elaphus antiqui,* die POHLIG anhand der Taubacher Funde benannte. Die Unterart *antiqui* beruht in erster Linie auf Geweihresten. Auf S. 251 l. c. erwähnt POHLIG einen Taubacher Metatarsal, welcher an Länge dem des Riesenhirsches kaum nachsteht. Dies steht im Widerspruch zu der auf S. 245 unten stehenden Äußerung „. . ., und so findet man auch das Maximum der Grösse in der Species *Cervus elaphus* in dem Löss, einer Fluviatilablagerung der jüngsten Glacialperiode bei uns (vgl. u.), während in der mittelpleistocaenen, „mediterranen“ Wärmeperiode unserer Gegenden mit dem Flußpferd eine kleinere Edelhirschrasse in Mitteleuropa lebte, deren Vertreter uns offenbar in den Geweihresten auch der thüringischen Travertinsande noch vorliegen“. Den letztglazialen *C. elaphus primigenius* charakterisiert POHLIG l. c. (S. 253) unter anderem „durch das häufige Erreichen sehr erheblicher Dimensionsmaxima an den Stangen“ und „in den bedeutenden Dimensionsdifferenzen innerhalb ein und derselben Varietät, von jenen Extremen an bis herab zu den geringsten Massen recenter und mitteldiluvialer Edelhirschgeweihe“. POHLIG kann also nur gemeint haben, daß sich *C. e. antiqui* im Mittel durch kleinere Geweihe von *C. e. primigenius* unterscheidet, daß letztere Unterart in den Geweihmaßen größere Maximalwerte erreicht und daß sich die

Würm-zeitliche Form durch eine erhebliche metrische Variabilität in den Geweihmaßen auszeichnet. Für Größenunterschiede zwischen beiden Subspezies am postcranialen Skelett gibt es keine Anhaltspunkte. Der annähernd riesenhirschlange Metatarsal der „kleineren" Subspezies von Taubach belegt dies augenscheinlich. Praktisch bedeutet dies, daß die beiden Unterarten nur anhand größerer Geweihserien mit Vorbehalt, und an postcranialen Knochen grundsätzlich nicht zu unterscheiden sind.

Von den meisten Autoren werden die Würm-zeitlichen Edelhirsche als starke Hirsche charakterisiert und mit dem Namen *C. elaphus primigenius* KAUP belegt. So erwähnt LEHMANN (1954: 107) unter den spärlichen Rothirschresten vom Vogelherd sehr starke Geweihbruchstücke, verzichtet aber auf eine Unterartdetermination. THENIUS (1966: 61 f.) bestimmt den Edelhirsch aus den Teufelslucken bei Eggenburg als *Cervus elaphus primigenius* KAUP und erwähnt die gewaltigen Dimensionen der Geweihe, die nur wenig hinter denen des Riesenhirsches zurückstehen. Er sieht in diesem großen Edelhirsch einen Bewohner der offenen Landschaft. Beim Edelhirsch von Rübeland (Baumannhöhle) im Harz verzichtet SCHÜTT (1969 a: 109) auf die Bestimmung der Unterart. Sie erwähnt zwar eine mächtige Geweihstange (Rosenumfang ca. 250 mm), der Astragalus ist aber ziemlich klein, wohl von einem weiblichen Tier. Im Edelhirschmaterial von Völklingshofen gab es keine Geweihreste. Der Studie von HAGMANN (1899: 81 ff.) lagen nur Gebißreste vom Edelhirsch zugrunde. Er erwähnt auch keine Unterarten. Die Arbeit POHLIGS war ihm aber bekannt, da er sie im Literaturnachweis aufführt.

Den Edelhirsch aus dem Eem-interglazialen Kalkmergel von Lehringen stellt SICKENBERG (1969: 556 f.) aufgrund der Geweihreste in den Formenkreis des west- bzw. mitteleuropäischen Rothirsches *C. elaphus hippelaphus* ERXL. Er erwähnt den sehr kräftigen Körperbau. Die Knochenmaße der Lehringer Hirsche übertreffen nach SICKENBERG l. c. diejenigen der meisten pleistozänen und holozänen Hirsche des Gebietes. Mit dem vorliegenden Material vergleichbare Werte liefern nur die beiden Metacarpen mit Längen von 292 und 278,5 mm. Letzterer ist nicht auffallend groß. Der größere paßt metrisch gut zu den beiden Seckendorffer Edelhirschmetacarpen.

Die Edelhirsche aus den Eem-interglazialen thüringischen Travertinen von Weimar-Ehringsdorf, Taubach, Burgtonna und Weimar-Stadtgebiet bestimmt KAHLKE (1975, 1977, 1978, 1984) als *Cervus elaphus.* Er charakterisiert sie als relativ kleine Formen, geringe Auehirsche, deren Skelettreste sich morphometrisch praktisch nicht von den rezenten Rothirschen dieses weiteren Gebietes unterscheiden. KAHLKE l. c. erwähnt zwar stets *C. elaphus antiqui* und das Werk POHLIGS (1892), spricht aber die Edelhirschreste dieser Fundstellen nie definitiv als *C. elaphus antiqui* an.

Für die Edelhirschreste der Villa Seckendorff läßt sich zusammenfassend folgendes feststellen. Die wenigen Maße der spärlichen Geweihreste bezeugen keine auffällig großen Hirsche. Die Gebiß- und postcranialen Maße passen gut zu denen der Edelhirsche der Eem-interglazialen thüringischen Travertine. Eine weitere, sehr gewichtige Gemeinsamkeit mit diesen Fundstellen ist die zahlenmäßig erstrangige Stellung des Edelhirsches in der Seckendorffer Cervidenfauna. Es gibt zwar keine Handhabe, den Seckendorffer Edelhirsch als *C. elaphus antiqui* zu bestimmen, der Gesamtcharakter der Cervidenfauna legt aber die Affinität zu dieser Form nahe. Die Edelhirsche der Villa Seckendorff können als Angehörige einer letzt-interglazialen Reliktpopulation interpretiert werden. Im frühesten Würm waren offensichtlich noch ausreichende Lebensgrundlagen für diese Form gegeben. Der Austausch gegen den aus dem Osten kommenden stärkeren, glazialen Edelhirsch hatte zur Zeit der Einbettung der Seckendorffer Faunengemeinschaft noch nicht stattgefunden.

Gattung *Capreolus* Frisch 1775

Capreolus capreolus (Linnaeus 1758)

Taf. 6, Fig. 4

Material:
Inv.-Nr. 32516 Corpus humeri sin.

Der einzige sichere Nachweis für das Vorkommen des Rehes ist ein linker Humerus ohne Proximalende eines Kitzes. Die distale Epiphysenfuge war noch offen, so daß auch das Distalende fehlt. Für dieses Stück kommt nur das Reh in Frage, da der Humerus von Rothirsch und Ren im vergleichbaren Alter schon viel größer ist. Bei gleicher Länge wären sie auch viel breiter.

Gattung *Rangifer* Frisch 1775

Rangifer tarandus (Linnaeus 1758)

Taf. 6, Fig. 2–3

Material und Maße:

Inv.-Nr.	Objekt und Maß
32539	Stangenbruchstück, erhaltene Länge ca. 13 cm
32073	D^4 sin. 16,5x15,5x15,5 [LxB_vxB_h]
32082	P^4 sin. 14,4x16 [LxB]
32074	Unterkieferfragm. dext. mit P_4–M_3, LMR 62 P_4 16,5x11,5 M_1 17x10,3x10,4 M_2 18,3x11,3x11 M_3 24x10x9
32075	Metacarpus dist. sin. BdC 38,5 TdC 19,3 Bd 42,6 Td med 22
32491	Phalanx 1 GLpe (51) Bp (20) KD 13,5 Bd (15)

Die Rangiferfunde repräsentieren mindestens zwei Individuen, ein Jungren (D^4) und ein adultes, belegt durch den Unterkiefer mit mittelgradig abgeriebenem M_3 und die übrigen Funde, die theoretisch alle von einem Tier sein können.

Das spärliche Material ist kaum geeignet, eine Vorstellung von der Größe der Seckendorffer Rentiere zu geben. Soweit vergleichbar, liegen die Maße in der Größenordnung jener der Rentiere vom Vogelherd (Lehmann 1954: 110), der Rübeländer Höhlen im Harz (Schütt 1969 a: 111) und von Völklingshofen (Hagmann 1899: 108 f.).

Bei einer Phalanx 1 (Taf. 6, Fig. 3) befindet sich dorsal unmittelbar unter der proximalen Gelenkfläche ein Loch. Die gegenüberliegende Rückseite ist stark beschädigt. Beides ist auf Hyänenverbiß zurückzuführen.

Familie Bovidae Gray 1821

Gattungen *Bison* Smith 1827 und *Bos* Bojanus 1827

Bos primigenius Bojanus 1827 und *Bison priscus* cf. *mediator* Hilzheimer 1918

Taf. 6, Fig. 5–7; Taf. 7, Fig. 1–5

Material (Maße siehe Tab. 17–27):
Inventarisiert unter folgenden Nummern:
Bos: 32110, 32145–32162, 32164–32192, 32194–32227, 32230–32235, 32237–32239, 32253–32260.

Bison: 32163, 32193, 32318–32343.
Bison vel *Bos:* 32084, 32088–32092, 32094, 32111, 32290–32316, 32345–32350, 32352–32396, 32398–32410, 32412–32429, 32509–32513, 32551–32554.

Nach den Equiden sind die Boviden in Fund- und Individuenzahl die am stärksten vertretene Gruppe. Eine detaillierte Auflistung der einzelnen Funde ist daher nicht möglich. Zur Unterscheidung von *Bison* und *Bos* an Zähnen und postcranialen Knochen wurde auf Vergleichsmaterial des SMNS und auf einschlägige vergleichend-

Tab. 17. *Bos primigenius* und *Bison priscus,* Maße an Zähnen und postcranialen Knochen.

a. Oberkieferzähne

1. Inv.-Nr.	32312	32313	32314	32316	32315
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*
3. Zahn	$M^{1/2}$	$M^{1/2}$	$M^{1/2}$	$M^{1/2}$	M^3
4. Länge	29,0	30,0	26,5	23,5	36,5
5. Breite	27,0	27,0	24,5	24,0	30,0

1. Inv.-Nr.	32323*	32323*	32323*	32324
2. Taxon	*Bison*	*Bison*	*Bison*	*Bison*
3. Zahn	M^1	M^2	M^3	M^3
4. Länge	27,5	27,5	34,0	32,5
5. Breite	27,0	27,5	27,5	27,0

* aus Oberkiefer mit M^1-M^3

b. Unterkieferzähne

1. Inv.-Nr.	32275[1]	32275[1]	32275[1]	32275[1]	32276[2]	32276[2]	32276[2]
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*
3. Zahn	P_4	M_1	M_2	M_3	P_4	M_1	M_2
4. Länge	23,5	25,0	31,0	46,5	22,5	27,0	31,0
5. Breite	14,0	16,0	17,5	17,5	14,0	20,0	21,0

1.	32276[2]	32278	32282	32283	32281	32285	32286	32287
2.	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*
3.	M_3	M_3	M_3	M_3	M_1	$M_{1/2}$	$M_{1/2}$	$M_{1/2}$
4.	48,0	43,0	(46)	46,0	29,0	31,5	35,5	33,0
5.	20,0	18,0	18,5	18,0	19,0	14,0	16,0	18,0

1.	32279	32319[3]	32319[3]	32319[3]	32318[4]	32318[4]	32321	32322
2.	?*Bos*	*Bison*	*Bison*	*Bison*	*Bison*	*Bison*	*Bison*	*Bison*
3.	P_3	M_1	M_2	M_3	M_2	M_3	$M_{1/2}$	$M_{1/2}$
4.	21,5	24,5	29,5	46,0	27,0	50,0	32,0	32,0
5.	14,2	18,5	19,5	19,5	20,5	20,0	21,5	21,0

1.	32320[5]	32320[5]	32320[5]	32320[5]	32320[5]
2.	*Bison*	*Bison*	*Bison*	*Bison*	*Bison*
3.	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2
4.	15,0	25,5	26,0	27,0	33,0
5.	10,5	14,5	16,5	19,0	21,0

[1] aus Unterkiefer mit P_4-M_3
[2] aus Unterkiefer mit P_4-M_3
[3] aus Unterkiefer mit M_1-M_3
[4] aus Unterkiefer mit M_2-M_3
[5] aus Unterkiefer mit P_2-M_2

osteologische Arbeiten zurückgegriffen (z. B. SCHERTZ 1936, LEHMANN 1949, STAMPFLI 1963, BRUGAL 1984/85, GEE 1993).

Der weit überwiegende Teil der Bovidenreste stammt vom Ur. Von 282 Bovidenknochen und -zähnen, gehören 30 zu *Bison*, 141 zu *Bos*. Bei den restlichen 111 Stücken ist aufgrund der fragmentarischen Erhaltung und wegen des starken Verbisses der Knochen eine genauere Determination als *Bison* vel *Bos* nicht möglich. Berücksichtigt man die Fundzahlen, so ergibt sich ein Mengenverhältnis von knapp fünf zu eins zugunsten des Ures. Legt man die vollständigen Astragali und die Metapodien zugrunde, so ergibt sich ein Mengenverhältnis von etwa sieben bis acht zu eins zugunsten des Ures. Dies erscheint mir realistischer, da bei den überschaubaren Anzahlen dieser Skeletteile Mehrfachzählungen mit Sicherheit auszuschließen sind.

Im folgenden werden die einzelnen Skeletteile nacheinander besprochen und die Maße, soweit vorhanden, einzeln dokumentiert. Bei der Wahl der Meßstrecken orientiere ich mich an VON DEN DRIESCH (1982).

Hornzapfen. – Gut erhaltene Hornzapfen sind für die Unterscheidung von *Bison* und *Bos* und insbesondere für die Determination der Bisonspezies von herausragender Bedeutung. Im vorliegenden Fundgut findet sich lediglich ein linksseitiges, 200 mm langes Hornzapfenbruchstück (Inv.-Nr. 32344), das aufgrund der Torsion und der Krümmung nach vorne oben unschwer als Rest eines schwachen Ures zu erkennen ist. Der Umfang an der Basis beträgt ca. 280 mm.

Gebißreste (Maße Tab. 17). – Die Funde umfassen ein Maxillarbruchstück mit M^1–M^3 (SMNS 32323), ein Unterkieferbruchstück mit M_1–M_3 (SMNS 32319) und eines mit M_2–M_3 (SMNS 32318) von *Bison* und zwei fragmentäre Unterkiefer mit P_4–M_3 (SMNS 32275–32276) von *Bos*. Die übrigen Gebißreste liegen in Gestalt isolierter Zähne vor. Die sicherste Gattungsunterscheidung gestattet der M_3 (siehe STAMPFLI 1963, Fig. 6), der bei *Bison*, wie alle Zähne, gedrungener erscheint als beim Ur. Die Außenseiten der Hauptpfeiler sind mehr gerundet, und das distale Joch erscheint nach labial geknickt. Bei stärkerer Abkauung verwischen sich diese Unterschiede. Die Determination der Einzelzähne, außer der M_3, gilt nur mit Vorbehalt.

Atlas. – Zwei Atlasbruchstücke können *Bos* zugewiesen werden. Der dorsocraniale Bogen ist eng und kantig, der Dornfortsatz zwar kräftig, fällt aber flach nach cranial ab. Auf der Ventralseite ist das Corpus kantig gegen die Alae abgesetzt. Die linke Atlashälfte (SMNS 32274) ist relativ klein und könnte von einer Urkuh sein. Die Maße des besser erhaltenen, stärkeren Exemplares (SMNS 32272), das auf einen Urstier zu beziehen ist, betragen:

Breite der Facies terminalis cranialis	ca. 157 mm
Breite der Facies terminalis caudalis	ca. 165 mm
Größte Länge zwischen beiden Gelenkflächen	ca. 130 mm

Epistropheus. – Ein Cranialbruchstück (SMNS 32325) mit niedrigem, löffelförmigem Dens epistrophei läßt sich ohne Vorbehalt *Bison* zuordnen. Die Breite der cranialen Gelenkfläche beträgt 133,5 mm. Bei einem weiteren Bruchstück ist der Dens kantig abgesetzt. Es gehört daher zu *Bos*. Maße entfallen.

Restliche Wirbel und Rippen. – Die übrigen Wirbel, denen alle die Processus spinosi und transversales fehlen, sowie die Rippen sind artlich nicht bestimmbar. Sie sind mengenmäßig stark unterrepräsentiert.

Scapula (Maße Tab. 18). – Die Scapulae liegen ausnahmslos als distale Bruchstücke mit mehr oder weniger vollständigem Collum vor. Bei *Bos* ist die Cavitas gle-

Tab. 18. *Bos primigenius* und *Bison priscus*, Maße der Scapula.

1. Inv.-Nr.	32266	32267	32268	32269	32270	32271	32326
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bison*
3. KLC	74,5	72,5	70,0	91,0	–	–	
4. GLP	97,0	91,0	86,5	104,0	–	–	100,0
5. LG	74,5	73,0	72,0	87,0	83,0	88,0	87,0
6. BG	65,0	66,0	65,0	77,0	74,0	82,0	74,0
7. 4%3	87,2	90,4	90,3	88,5	89,2	93,2	85,1

noidalis mehr rund, der Lateralrand konkav eingezogen, das Tuberculum supraglenoidale im allgemeinen stärker. Dieses ist bei *Bison* vergleichsweise schwach. Die Gelenkfläche ist mehr oval und lateral nicht konkav. Der Gelenkflächenindex, d. h. der prozentuale Anteil der Gelenkflächenbreite an deren Länge, ist bei *Bos* größer als bei *Bison*. Es werden hier zwar nicht die von BIBIKOVA (*in*: STAMPFLI 1963: 125) geforderten Werte von über 93 für *Bos* erreicht. Aber die morphologisch zu *Bison* gehörende Scapula weist hier mit 85,1 den mit Abstand niedrigsten Wert auf.

Humerus (Maße Tab. 19). – Die Humeri sind alle in Gestalt distaler Gelenke mit mehr oder weniger großen Corpusanteilen überliefert. Diese bieten wenig sichere morphologische Unterscheidungsmerkmale, da es fließende Übergänge in der Form der Trochlea humeri gibt. Im Idealfall ist die Trochlea bei *Bison* mehr konisch, sie verjüngt sich nach lateral stärker. Das Distalende zeigt ein weniger ausgeprägtes Relief, da der Verticillus nicht so stark nach distal hervortritt. Bei *Bison* sind mediale und laterale Wand der Fossa olecrani mehr gebogen, bei *Bos* verlaufen sie mehr gerade. Die absolute Größe der Stücke kann nicht zur Unterscheidung beider Gattungen dienen. Sie bringt vielmehr den Geschlechtsunterschied zum Ausdruck.

Eine weitere Bestimmungshilfe bieten die in Tabelle 19 aufgeführten Indices, die in Anlehnung an LEHMANN (1949: 192) und STAMPFLI (1963: 129) ermittelt wurden.

Tabelle 19. *Bos primigenius* und *Bison priscus*, Maße des Humerus.

1. Inv.-Nr.	32230	32231	32232	32233	32234	32235	32237	32238	32239	32327	32328	32596
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bison*	*?Bison*	*Bison*
3. DT med.	65	67	58	59	65,5	70	73	67,5	72,5	(72)	69	65,5
4. DT lat.	47	48	39	42	45,5	46,5	50	48,5	50	(45)	47	–
5. BT	112	110	95	100	104	111	121	118	112	117,5	113	115,5
6. (3–4)x100/5	16,1	17,3	20	17	19,2	21,2	19	16,7	20,1	23	19,9	–
7. 4x100/3	72,3	71,6	67,2	71,2	69,5	66,4	68,5	71,9	69	62,5	68,1	–
8. BT lat.	29	36,5	26,5	31,5	28	30	36	30	27,5	34	36	36
9. 8x100/5	25,9	33,2	27,9	31,5	26,9	27	29,8	25,4	24,6	28,9	31,9	–

Der Verjüngungsindex der Trochlea und besonders der Trochlea-Index, beide nach Lehmann, kennzeichnen die Humerusdistalenden beider Gattungen. Die hier erzielten Werte liegen in der Spanne der bei Stampfli zusammengestellten. Der *Bison*-Humerus (SMNS 32327) ist durch die beiden Indices gut charakterisiert. Lediglich das Exemplar SMNS 32328 paßt nach den Indices besser zu *Bos.* Dessen Assoziation mit einem Bisonradius macht jedoch die Bestimmung *Bison* notwendig. Keines der Humerusdistalenden zeigt die morphologischen Merkmale in wünschenswerter Ausprägung. Aber nach sorgfältiger Abwägung der einzelnen Kriterien bin ich einigermaßen sicher, daß die Bestimmungen zutreffen. Insgesamt können acht Humerusdistalenden (SMNS 32230–32235, 32237–32239) *Bos* zugeordnet werden, drei (SMNS 32327, 32328, 32596) gehören zu *Bison.*

Ulna. – Es konnten drei Ulnabruchstücke aufgrund ihrer Assoziation mit dem Radius, der die diagnostischen Merkmale zeigt, *Bos* zugeordnet werden. Bei SMNS 32219.2 fehlen ein Teil des Olecranon und der Proc. styloideus ulnae. SMNS 32220 ist ein mit dem Radius verbundenes Corpus ulnae. SMNS 32221 ist ein beschädigtes Proximalfragment, das den für *Bos* charakteristischen spitz gewinkelten Proc. coronoideus medialis zeigt. Zwei Ulnaproximalenden (SMNS 32331, 32332) lassen sich nach dem stumpfwinkeligen Proc. coronoideus med. bzw. nach der weniger konkaven Cranialkante des Proc. olecrani, eines (SMNS 32329) wegen der Zugehörigkeit zum Radius, als Skeletteile von *Bison* bestimmen. Maße entfallen für die Ulnae.

Radius (Maße Tab. 20). – Relativ sichere Unterscheidungsmerkmale bietet das Radiusproximalende. Bei *Bison* ist der laterale Bandhöcker kleiner, die Incisur, die den Proc. coronoideus med. der Ulna aufnimmt, flacher, fast rechtwinkelig und etwas weiter lateral gelegen. Bei *Bos* ist der Einschnitt spitzwinkelig und keilförmig. Der Index der proximalen Gelenkfläche nach Lehmann (1949: 198), der ein Maß für die Verjüngung des Radiusproximalendes nach lateral darstellt, ist bei *Bison* deutlich niedriger, d. h., daß bei *Bison* die Verjüngung stärker ist. Die Unterschiede, die in Tabelle 20 zum Ausdruck kommen, wären bei größeren Fundzahlen wohl weniger deutlich. Die in Stampfli (1963: 133) angegebenen Variationsbereiche zeigen eine große Überlappung.

Tab. 20. *Bos primigenius* und *Bison priscus,* Maße des Radius.

1. Inv.-Nr.	32219	32220	32222	32221	32330
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bison*
3. GL	385	398,5	–	–	–
4. Bp	118	116	–	–	109
5. BFp	108,5	108	93,5	93	100
6. Tp lat.	38	42,5	31,5	–	32
7. Tp med.	54,5	54	47,5	46	(53)
8. 6x100%7	69,7	78,7	67	–	(60,4)
9. KD	72	70	–	–	–

Mit Hilfe oben genannter Kriterien lassen sich drei Radiusbruchstücke (SMNS 32328.2–32330) ohne Vorbehalte *Bison* zuordnen, vier (SMNS 32219–32222) gehören zu *Bos.*

Schwieriger ist die Unterscheidung am Radiusdistalende. Auf die Berechnung von Indices wurde verzichtet, da die Gelenkflächen erhaltungsbedingt unscharf gegeneinander abgegrenzt sind. Fünf Radiusdistalenden (SMNS 32110, 32223–32226) lassen sich aufgrund der starken Verjüngung der Gelenkfacette für das Os carpi radiale nach volar, bzw. wegen der flacheren Dorsalwölbung des Distalteiles mit Vorbehalten *Bos* zuordnen.

Os carpi radiale (Scaphoid). – Ein Os carpi radiale (SMNS 32227) wird aufgrund der geraden Dorsalkante und der mäßigen proximalen Konkavität als Urrest bestimmt. Der Höhen-Breiten-Index von 98,6 liegt in der Variationsbreite der von BIBIKOVA (in STAMPFLI 1963: 138) für den Ur ermittelten Werte. Der Index bringt die beim Ur relativ geringere Höhe und größere Breite des Scaphoids zahlenmäßig zum Ausdruck.

1. Größte Höhe dorsal		36,5
2. Größte Breite dorsal		37
3. Höhen-Breiten-Index	1x100/2	98,6

Metacarpus (Maße Tab. 21). – Die Metapodien gehören zu den am sichersten unterscheidbaren postcranialen Skeletteilen. Am Proximalende sind der akzentuierte Knochenkamm, der die Gelenkflächen für das Os carpale secundum et tertium und das Os carpale quartum trennt, sowie die gerundete dorsomediale Kante der ersteren Gelenkfläche für *Bison* kennzeichnend. Die Bedeutung des trennenden Knochenkammes als Unterscheidungskriterium kann ich am vorliegenden Material nur bedingt bestätigen. Am Distalende der Diaphyse erscheinen die Seitenränder bei *Bison* mehr subparallel, bei *Bos* divergieren sie stärker nach distal. Im Idealfall ist die distale Diaphyse bei *Bison* so breit wie oder annähernd so breit wie die distale Epiphyse. Bei *Bos* ist das letztere Maß deutlich breiter als die distale Breite des Corpus.

Der in ganzer Länge erhaltene Metacarpus (SMNS 32333) gehört zu einem *Bison*-Stier, das Distalende (SMNS 32334) ist ebenfalls sicher *Bison* zuzuordnen. 16 Metacarpen (SMNS 32145–32160), 11 davon vollständig, können auf *Bos* bezogen werden. SMNS 32149 und 32150 dürften aufgrund ihrer Robustizität von kräftigen Urstieren sein.

Tab. 21. *Bos primigenius* und *Bison priscus,* Maße des Metacarpus.

1. Inv.-Nr.	32145	32146	32147	32148	32149	32150	32151	32152	32153	32154	32155	32156	32333
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bison*
3. GL	273	263,5	260	252	259	(264)	266	271,5	267	–	–	–	244,5
4. Bp	(>73)	79	80	73	92	–	78	84	(>73)	–	–	73,5	87,5
5. Tp	–	52	48	45,5	55,5	–	49	51	–	–	–	48,5	51
6. KD	45	46	46,5	44	58	57	47,5	45,5	46	–	–	–	57
7. BdC	72,5	73,5	75,5	70	85	83	70,5	72,5	–	67	68	68	84
8. Bd	79	78,5	85	80	96	93,5	82	80	–	73	74	73	88
9. Td	–	(42)	–	43	47,5	49	44,5	45,5	43,5	40	41	43	45,5
10. 6x100/3	16,5	17,5	17,9	17,5	22,4	(21,6)	17,9	16,8	17,2	–	–	–	23,3

Pelvis. – In Fossilfunden sind vom Hüftbein meist nur das Acetabulum mit Teilen der angrenzenden Knochen, Ilium, Ischium und Pubis, erhalten. Das Ilium birgt aber ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal und gestattet, insbesondere bei Boviden, die Bestimmung des Geschlechts. Die unmittelbar vor dem Acetabulum ventral am Corpus ossis ilii liegende Insertion für den M. rectus femoris, die Area med. m. recti femoris, bildet bei *Bison* eine tiefe, ovale, fast cervidenhaft erscheinende Fossa, die bei *Bos* wesentlich flacher ist. Bei geschlechtsreifen Kühen tritt diese Fossa infolge des hormonell gesteuerten Abbaues von Knochensubstanz weiter nach medial, das Pubis wird scharfkantiger, die Eminentia iliopubica tritt stärker hervor. Gerade bei Boviden läßt sich mit Hilfe dieser Kriterien selbst an bescheidenen Hüftbeinbruchstücken oft das Geschlecht feststellen.

Von den bestimmbaren Beckenbruchstücken gehören SMNS 32253–32260 zu *Bos*, zwei davon (SMNS 32253, 32260) sind von Urkühen, drei (SMNS 32254–32256) von Urstieren. Die Länge des Acetabulums beträgt bei SMNS 32253 90 mm, bei SMNS 32254 110 mm. *Bison* sind keine Pelvisbruchstücke zuzuweisen.

Femur. – Keines der Femurbruchstücke konnte mit Sicherheit einer der beiden Gattungen zugeordnet werden. Meist liegen mehr oder weniger große Bruchstücke des Corpus femoris vor. An einem Distalende eines Kalbes (SMNS 32397) ist das diagnostische Merkmal, die bei *Bison* subparallel verlaufenden Ränder der Trochlea ossis femoris bzw. der für *Bos* kennzeichnende Knick am Distalende der Lateralkante, nicht vorhanden. Maße entfallen.

Tibia (Maße Tab. 22). – Es liegen ausschließlich die Distalenden vor, an denen die Form der Gelenkfläche für das Os malleolare mit Einschränkung die Unterscheidung beider Genera gestattet. Bei *Bison* ist diese Gelenkfacette getrennt, bei *Bos* dagegen konfluent. Auf die starke Variabilität dieses Merkmals weisen LEHMANN (1949: 209) und BRUGAL (1984/85: 24, Fig. 4) zu Recht hin. Ein sehr brauchbares Kriterium scheint mir die von STAMPFLI (1963: 146, Fig. 23) erwähnte Form der kleinen dorsalen Gelenkfläche zu sein. Sie ist bei *Bison* gewölbt bis gewinkelt, bei *Bos* dagegen ist sie plan und steht schräg am Knochen.

Drei Tibiadistalenden (SMNS 32212–32214) zeigen die *Bos* kennzeichnende Ausprägung der Gelenkfläche, zwei weitere (SMNS 32171.2, 32175.2) konnten aufgrund der Assoziation mit den sicher bestimmten Astragali *Bos* zugeordnet werden. Drei Exemplare (SMNS 32335–32337) wurden wegen der gewinkelten dorsalen Malleolusfacette als *Bison*-Knochen bestimmt. Anhand der in Tab. 22 dargestellten Maße ist eine Trennung nicht möglich. Infolge des starken Verbisses lassen sich auch keine vergleichbaren Maße abnehmen.

Tab. 22. *Bos primigenius* und *Bison priscus*, Maße der Tibiadistalenden.

1. Inv.-Nr.	32213	32214	32335	32336	32337
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bison*	*Bison*	*Bison*
3. Bd	–	–	85	84	80
4. BFd	(63)	(60)	–	–	–
5. Td	–	–	61	62	58
6. TFd	(52)	(48)	–	–	–

Os malleolare (Maße Tab. 23). – Die proximale Gelenkfläche des Os malleolare muß eine komplementäre Form zur distalen Malleolusgelenkfläche der Tibia, mit der sie artikuliert, aufweisen. Die dorsale Artikulationsfläche sollte bei *Bison* eingemuldet sein, bei *Bos* nicht. Alle vier vorhandenen Ossa malleolaria (SMNS 32215–32218) lassen sich *Bos* zuordnen. Die größte Tiefe, der dorsoplantare Durchmesser, ist in Tab. 23 zusammengestellt.

Tab. 23. *Bos primigenius,* Maße des Os malleolare.

1. Inv.-Nr.	32215	32216	32217	32218
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*
3. GT	47	46	44,5	43

Astragalus (Maße Tab. 24, s. auch Abb. 1 u. 2). – Ein Merkmal, auf das LEHMANN (1949: 213 f.) besonderen Wert legt, ist auch nach meinen Erfahrungen bestens geeignet, Astragali von *Bison* und *Bos* zu unterscheiden. Die trennende Kante zwischen der Gelenkung mit Centroquartale und Calcaneus auf der Plantarseite des Astragalus ist bei *Bison* gerundet und bildet einen Winkel von über 100°. Bei *Bos* dagegen knickt sie in ihrem Verlauf von lateral nach medial in der Mediane ungefähr rechtwinkelig nach distal ab. Das ausgeprägtere distale Relief bei *Bos*, bzw. der seichtere, mehr medial liegende distale Sulcus bei *Bison* sowie die Form der kleinen Gelenkfläche für den Calcaneus am distalen Ende der lateralen Seite scheinen mir nur bedingt brauchbare Unterscheidungsmerkmale zu sein.

Da der Astragalus praktisch immer vollständig überliefert ist, konnten hier fast alle bestimmt werden. Lediglich zwei (SMNS 32405, 32406) mußten infolge starken Verbisses unbestimmt bleiben. 18 Astragali (SMNS 32169–32186) gehören aufgrund des erstgenannten Kriteriums zu *Bos*, zwei (SMNS 32338, 32339) zu *Bison*.

Tab. 24. *Bos primigenius* und *Bison priscus,* Maße des Astragalus (siehe auch Abb. 1 + 2).

Inv.-Nr.	32169	32170	32171	32172	32173	32174	32175	32176
Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*
GLl	88	90	92	90,5	90	89	89,5	91
Tl	49,5	49,5	52	52,5	48	49	49,5	51,5
GLm	81	84	83,5	86,5	84	80	79,5	83,5
Tm	53,5	51,5	55,5	54,5	50,5	49,5	52,5	52,5
Bd	62	57,5	64,5	62	60	59,5	59	57,5

Inv.-Nr.	32177	32178	32179	32180	32181	32182	32183	32184
Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*
GLl	84,5	90	87,5	96	96	88,5	87,5	93
Tl	47	52	51	54,5	52,5	51,5	49	52
GLm	77	81,5	–	86	87,5	80,5	80,5	85,5
Tm	48,5	55,5	50,5	55,5	56	52,5	51	55
Bd	57,5	67	–	65,5	70,5	61,5	57	61

Inv.-Nr.	32185	32186	32338	32339
Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bison*	*Bison*
GLl	93	88	85,5	94
Tl	52	49	48	55
GLm	–	81	77,5	85,5
Tm	–	52	47	54,5
Bd	–	60	59	68

Calcaneus (keine Maße). – Bei den vorliegenden Calcanei erweist sich die Form der Gelenkfläche zum Centroquartale als sicherstes Unterscheidungsmerkmal. Bei *Bos* verjüngt sie sich nach proximoplantar, bei *Bison* ist sie gleichbleibend breit. Vom proximolateralen Ende dieser Gelenkfläche zieht bei *Bos* ein schwacher, breiter Sulcus nach proximal. Bei *Bison* zeigt die Plantarseite des Proximalteiles medial einen ebenen Verlauf in Richtung Tuber, bei *Bos* ist der Verlauf durch einen Knick auf halber Höhe gekennzeichnet (siehe STAMPFLI 1963, Fig. 25). STAMPFLI weist auf die

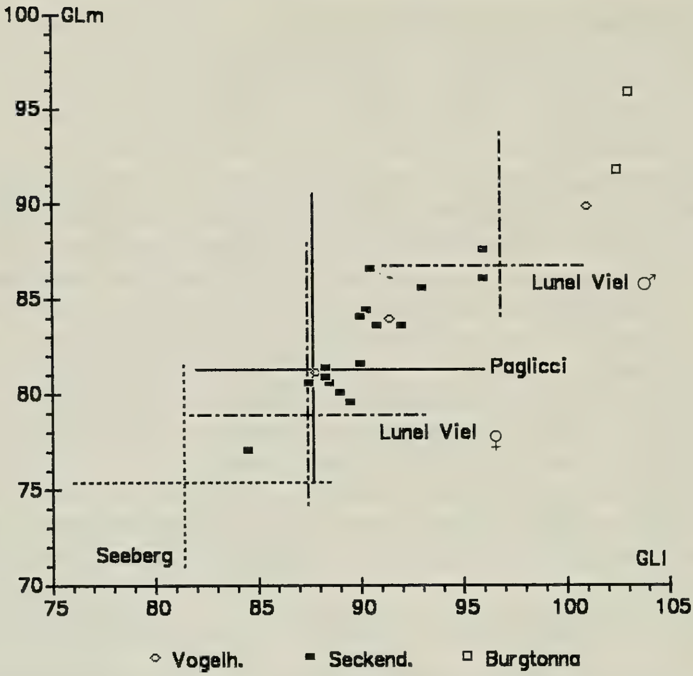


Abb. 1. *Bos primigenius,* Astragalus, größte Länge lateral und größte Länge medial. Seeberg-Burgäschisee (Werte aus STAMPFLI 1963: 188f.), Vogelherd-VII (LEHMANN 1954: 99), Burgtonna (LEHMANN 1949, Tab. zu S. 212), Paglicci (SALA 1976, Tab. 17), Lunel-Viel (BRUGAL 1984/85, Tab. 8).

Altersabhängigkeit dieses Merkmals hin. Bei *Bison* habe ich den Knick nicht gesehen, bei *Bos* kann er aber fehlen. So müßte der Calcaneus eines jungen *Bos* (SMNS 32209) nach der Form des Proximalteiles zu *Bison* gehören. Nach der Verjüngung der Gelenkfacette für das Centroquartale, einem Merkmal, dem ich einen höheren differentialdiagnostischen Wert beimesse, ist aber die Bestimmung *Bos* zutreffend. Insgesamt lassen sich 19 Calcanei (SMNS 32175.3, 32178.2, 32186.2, 32195–32210) *Bos* zuordnen, vier (SMNS 32338.2, 32340–32342) gehören zu *Bison.* Auf die Darstellung der Breitenindices der äußeren Gelenkflächen zu Astragalus und Centroquartale nach BIBKOVA (siehe STAMPFLI 1963: 151) wurde verzichtet, da keine reproduzierbaren Breitenwerte zu erzielen sind. Besser ist der Längenindex beider Gelenkflächen nach LEHMANN. Die tabellarische Darstellung der Werte erscheint mir aber unnötig, da die Bestimmung aufgrund morphologischer Kriterien hinreichend gesichert ist.

Centroquartale (Scaphocuboid) (Maße Tab. 25). – Die proximalen Gelenkflächen des Centroquartale, die mit Astragalus und Calcaneus artikulieren,

Tab. 25. *Bos primigenius* und *Bison priscus,* Maße des Centroquartale (Scaphocuboid).

Inv.-Nr.	32161	32174	32187	32188	32189	32190	32191	32338
Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bos*	*Bison*
GB	75,5	74,5	77	79	84	85	86	87
GT	71	70	69	(78)	78	71	73	71,5

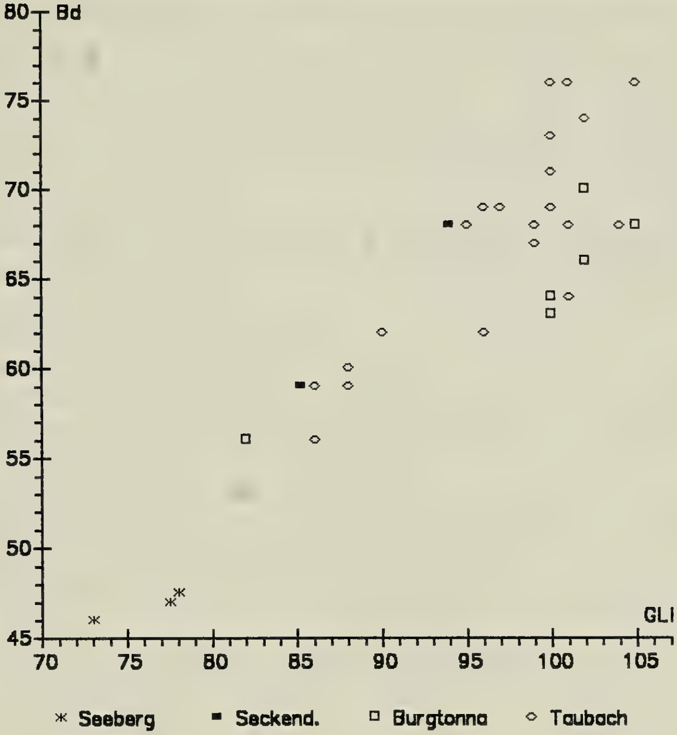


Abb. 2. *Bison priscus* ssp., Astragalus, größte Länge lateral und größte Breite distal. Seeberg-Burgäschisee, *Bison bonasus* (Werte aus Stampfli 1963: 187), Burgtonna, *Bison priscus mediator* (Flerow 1978: 110), Taubach, *B. priscus mediator* und *B. priscus priscus* (nach Brugal 1984: 41, *B. priscus* aff. *crassicornis*) (Flerow 1976: 196), Villa Seckendorff, *B. priscus* cf. *mediator*.

müssen zu den entsprechenden Gelenkflächen dieser beiden Knochen passen und komplementäre Eigenschaften aufweisen. Distal muß es zum Os tarsale secundum et tertium und zur lateralen Hälfte des proximalen Metatarsus passen und deren Formen widerspiegeln. Diese Vielzahl von Merkmalen bietet eine relativ hohe Bestimmungssicherheit an diesem vergleichsweise unscheinbaren Skeletteil. Die Gelenkfläche für den Calcaneus ist bei *Bison* von gleichbleibender Breite, bei *Bos* wird sie in ihrem proximoplantaren Verlauf schmäler. Die im plantaren Teil der Proximalfläche liegende Facette zeigt bei *Bos* das kennzeichnende rechtwinkelige Abbiegen, bei *Bison* den runden Verlauf. Die distale Gelenkfläche zum Tarsale 2+3 ist wie dieses bei *Bison* dorsomedial gerundet, bei *Bos* mehr eckig. Von den vorliegenden Centroquartalia gehören acht (SMNS 32161.2, 32169, 32174.2, 32187–32191) zu *Bos*, das größte (SMNS 32338.3) zu *Bison*. Es dürfte von einem starken Stier sein. Mit Hilfe der Größe lassen sich beide Genera aber nicht unterscheiden.

Os tarsale secundum et tertium (Maße Tab. 26). – Drei Tarsalia 2+3 (SMNS 32169.4, 32192, 32194) haben eine dorsomedial mehr eckige Begrenzung, die Plantarseite verläuft, bedingt durch den medioplantaren Fortsatz, schräg. Sie gehören zu *Bos*. Bei einem Exemplar (SMNS 32193) erscheint die dorsomediale

Tab. 26. *Bos primigenius* und *Bison priscus*, Maße des Os tarsale secundum et tertium.

Inv.-Nr.	32192	32169	32194	32193
Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bos*	?*Bison*
GL	50	48	46,5	52,5
GB	31	31	31	34
KH med.	12,5	12,5	11,5	12

Kante etwas stärker gerundet, die Plantarseite verläuft eher mediolateral. Es wurde mit Vorbehalt als Rest von *Bison* bestimmt. Der Längen-Breiten-Index ist für die Bestimmung nicht hilfreich.

Metatarsus (Maße Tab. 27). – Am Metatarsusdistalende kommt der Gattungsunterschied in den Maßen wesentlich besser zum Ausdruck als beim Metacarpus. Bei allen Ur-Metatarsen mit erhaltenem Distalgelenk ist hier die distale Breite größer als die Breite des Diaphysendistalendes, bei *Bison* ist es meist umgekehrt. Am Proximalende ist die Gelenkfacette für das Tarsale 2+3 bei *Bison* dorsomedial gerundet, das Proximalende erscheint insgesamt runder, bei *Bos* dagegen mehr viereckig. Mit Hilfe dieser Kriterien sind sieben Metatarsen (SMNS 32161, 32162, 32164, 32166–32169, 32211), zum Teil nur Distal- oder Proximalenden, als Knochen von *Bos*, zwei (SMNS 32163, 32343) ohne Vorbehalte als *Bison*-Metacarpus bestimmbar.

Tab. 27. *Bos primigenius* und *Bison priscus*, Maße des Metatarsus.

1. Inv.-Nr.	32161	32164	32343	32163
2. Taxon	*Bos*	*Bos*	*Bison*	*Bison*
3. GL	299,5	(280)	298297	297
4. Bp	62,5	(57)	6363	63
5. Tp	64,5	(60)	6364	64
6. KD	38	–	3939,5	39,5
7. BdC	68,5	65	74,66	66
8. Bd	75	72	7472	71
9. Td	44	38	–44	44
10. 6x100%3	12,7	–	1313,3	13,3

Phalangen. – Unter den hier zu bearbeitenden Funden gibt es fünf Phalangen 1 (SMNS 32421–32425) und vier Phalangen 2 (SMNS 32426–32429) von *Bison* oder *Bos*. Es konnten zwar meist hintere von vorderen Phalangen unterschieden werden, bei den Phalangen 1 auch die Strahlzugehörigkeit. Es gelang mir aber nicht, überzeugende Merkmale zur Unterscheidung beider Gattungen zu finden.

Zur Artbestimmung von *Bison* und die Seckendorffer Boviden im Vergleich. – Die Artbestimmung von *Bos* ist unproblematisch, da es nur *Bos primigenius* gibt. Der Ur ist in Mitteleuropa seit dem Mindel/Riß- bzw. dem Holstein-Interglazial nachweisbar und wurde erst im 17. Jahrhundert vom Menschen endgültig ausgerottet. Heute treffen wir nur noch seinen Nachfahren, das Hausrind, an, das zwar biologisch artgleich mit *Bos primigenius* ist, dennoch aber meist *Bos taurus* genannt wird.

Es braucht nicht betont zu werden, daß Boviden keine Leitfossilien darstellen. Zur stratigraphischen Einstufung eines Fundlagers ist diese Tiergruppe ungeeignet. Die rund 250000 Jahre, die der Ur in Europa weilte, waren bei dieser Art zu kurz, um morphologische Änderungen erkennbar werden zu lassen. Aufgrund des sich auch in der Größe der Knochen manifestierenden Geschlechtsdimorphismus bei Boviden ist es problematisch, echte Größenunterschiede zwischen Angehörigen verschiedener Populationen zu erkennen. Dies ist prinzipiell erst nach der Bestimmung des Geschlechts möglich, da geschlechtsreife Stiere größer sind als Kühe. Die Geschlechtsbestimmung ist aber selbst an den das Geschlecht kennzeichnenden Hornzapfen bei Fossilfunden im Einzelfall schwierig. Unter den postcranialen Knochen geben größere Serien von Metapodien aus einer Stichprobe Aufschluß über die Geschlechtsverteilung. Bei den übrigen Knochen läßt sich mit Gewißheit nur sagen, daß besonders große Exemplare von Stieren, auffallend kleine von Kühen sind. Beim Rest, der gerade bei fragmentären Funden oft die Hälfte ausmacht, ist die Geschlechtsbestimmung nicht möglich.

In pleistozänen Bovidenpopulationen ist *Bison* mengenmäßig meist viel stärker repräsentiert als *Bos*, oft ist er sogar der alleinige Vertreter. So finden wir an den klassischen Travertinfundstellen Burgtonna, Weimar-Ehringsdorf, Weimar-Stadtgebiet und Taubach ausschließlich *Bison* (FLEROW 1975, 1976, 1978, 1984). LEHMANN (1949: 237, 238) erwähnt allerdings, daß es in Taubach, Weimar-Ehringsdorf und Burgtonna Funde vom Ur gibt. Die Funde der Villa Seckendorff stellen mit der starken Dominanz des Ures eine Ausnahme dar. Die Seltenheit von *Bos* in pleistozänen Ablagerungen erschwert es auch, einen geeigneten Vergleichsrahmen für die vorliegende Population zu finden. Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, daß die Vergleichbarkeit durch unübliche Meßstrecken oder fehlende Angaben über diese in der Literatur beeinträchtigt wird. Hinzu kommt, daß durch starken Verbiß viele Funde keine Maße liefern.

Eine größere Vergleichsserie für Urastragali gibt es aus der Paglicci Cave in Italien (SALA 1986, Tab. 17) und, nach Geschlechtern getrennt, von Lunel Viel (BRUGAL 1984/85, Tab. 8). Die Maße der drei Astragali aus der Moustérien-Schicht VII der Vogelherd-Höhle im Lonetal gibt LEHMANN (1954: 99) bekannt. Die Maße der beiden riesigen Exemplare aus Burgtonna stammen aus LEHMANN (1949, Falttafel). Ob die beiden Astragali wirklich zum Ur gehören, kann ich nicht beurteilen. FLEROW (1978) erwähnt weder für Burgtonna noch für die andern Travertine von Thüringen das Vorkommen des Ures. Stellvertretend für postglaziale, neolithische Ure gibt es genügend Knochenmaße aus der Stichprobe von Seeberg-Burgäschisee Süd in der Schweiz (STAMPFLI 1963). Die Diagramme (Abb. 1, 2) geben zu erkennen, daß die Seckendorffer Ure in der Größenordnung anderer großer pleistozäner Ure lagen, die man gemeinhin der Unterart *Bos primigenius trochoceros* zuordnet (BRUGAL 1984/85, 1984). Die Größenverteilung der Astragali zeigt auch, daß eine quantitative Geschlechtsbestimmung anhand dieser Knochen bei den Seckendorffer Uren nicht möglich ist. Gleiches gilt für die drei Astragali aus der Vogelherd-Höhle. Der große ist sicher von einem Stier, der kleine zweifellos von einer Urkuh. Den mittelgroßen kann man keinem Geschlecht zuweisen. Die Metapodien der Seckendorffer Ure stammen überwiegend von Kühen, wie der Vergleich mit der Population von Lunel Viel und die Grazilitäts-Indices (KDx100/GL) in Tab. 21 und 27 zeigen. Die Kühe scheinen etwas längere und schlankere Metacarpen gehabt zu haben als jene von Lunel Viel. Die Ure der neolithischen Ufersiedlung Seeberg-Burgäschisee Süd, die BRUGAL (1984: 674) der kleinen Unterart *Bos primigenius primigenius* zuordnet, waren deutlich kleiner als die pleistozänen. BRUGAL (l. c., S. 671) berichtet aber von englischen, deutschen und dänischen postglazialen Uren, die die Größe der Stiere von Lunel Viel erreichten.

Bison ist im vorliegenden Fundgut gegenüber *Bos* mengenmäßig stark unterrepräsentiert. Wie eingangs erwähnt, beträgt das Mengenverhältnis etwa sieben bis acht zu eins zugunsten des Ures. Grundsätzlich ist im Jungpleistozän Europas mit zwei Subspezies von *Bison priscus* zu rechnen. Der von Hilzheimer (1918: 67 ff., Abb. 18, 19) im dritten Beitrag zur Kenntnis der Bisonten beschriebene *Bison priscus mediator* (dort *Bison bonasus mediator*) lebte vom Ende des Riß/Würm-Interglazials bis ins frühe Holozän und war ein typischer Waldbewohner. In den Deckschichten von Burgtonna, die jünger als die letztinterglazialen Travertine sind, signalisiert Flerow (1978: 110) eine mögliche Übergangsform zwischen *B. priscus mediator* und dem holozänen *B. bonasus,* die ein kleinwüchsiger Waldbewohner war. Flerow (1984: 358) hält es für möglich, daß das Alter dieses Waldbisons bis in die Saale-Kaltzeit zurück reichte. Diese Unterart löste die Nominatsubspezies *Bison priscus priscus* (Bojanus) ab, die vom Ende des Mindel/Riß-Interglazials bis ins frühe Würm lebte und ein Bewohner der Steppe, Waldsteppe und Waldtundra war (Flerow 1976: 201 ff.).

Die verschiedenen Spezies und Subspezies von *Bison* beruhen auf craniologischen Merkmalen. Von besonderem diagnostischen Wert sind dabei die Hornzapfen. Im vorliegenden Fundgut können die bescheidenen Schädelreste nur als *Bison* vel *Bos* bestimmt werden, der einzige Hornzapfen stammt vom Ur. Als vages Bestimmungskriterium für die Reste von *Bison* bleibt deren Größe mit den durch den Geschlechtsdimorphismus bedingten Einschränkungen. An die Determination der Subspezies ist dabei nur mit Vorbehalt zu denken. Da die Fauna der Villa Seckendorff auch die Existenz einer offenen Landschaft anzeigt, ist durchaus mit *Bison priscus priscus* zu rechnen. Andererseits indizieren z. B. die Funde von Edelhirsch, Reh und Ur das Vorhandensein von Wäldern, die für *B. priscus mediator* der geeignete Biotop sind. Mittels der Begleitfauna ist der Seckendorffer *Bison* per Ausschluß nicht zu bestimmen.

Von den Taubacher Bisonten, die zwei Subspezies repräsentieren, bestimmte Flerow (1976) nur Schädelreste bis zum Unterartniveau, die postcranialen Knochen und die Gebißreste wies er alle *Bison priscus* zu. Die Bisonten von Weimar-Ehringsdorf, Weimar-Stadtgebiet und Burgtonna determinierte Flerow (1975, 1978, 1984) alle als *B. priscus mediator,* wenngleich er für Weimar-Ehringsdorf aus dem Unteren Travertin eine große, dem *Bison* von Taubach ähnliche Form und aus dem Oberen Travertin einen kleinen Bisonten vermeldet, die er (1976: 204, Tab. 21) explicit *Bison priscus priscus* und *Bison priscus mediator* nannte. Die in den Arbeiten von Flerow angegebenen Maße sind zu Vergleichszwecken nur bedingt brauchbar, da der Autor nur selten angibt, woher die Funde sind. Es sind stets zwei verschiedene Stichproben und zwei Subspezies in den Tabellen für den Leser unentwirrbar vermengt.

Eine alternative Vorstellung zur Phylogenie der Bisonten gibt Brugal (1984: S. 674, Fig. 2; 1984/85: 40 ff., Fig. 10). Demnach wird die *Bison*-Linie in Westeuropa durch drei Subspezies charakterisiert: *priscus* aus den Mindel-glazialen Ablagerungen von Mosbach und Mauer, *mediator* aus den Riß-glazialen bis Eem-interglazialen Fundstellen Châtillon-Saint-Jean, Tourville-la Rivière und Weimar-Ehringsdorf und eine neue, kleinwüchsige Subspezies aus dem letzten Interglazial und Glazial vom Roten Berg und von Windy Knoll. Die Linie könnte nach Brugal zum rezenten *Bison bonasus* führen. Diese neue, noch nicht benannte Subspezies dürfte der *mediator-bonasus*-Übergangspopulation von Flerow entsprechen. Die großwüchsige *pris-*

cus-Population von Taubach benennt Brugal *B. priscus* aff. *crassicornis* und führt sie auf eine osteuropäische oder asiatische Bisontenlinie zurück.

Mit Sicherheit kann gesagt werden, daß der *Bison* der Villa Seckendorff deutlich größer war als der postglaziale *Bison bonasus* aus der neolithischen Siedlung Seeberg-Burgäschisee Süd. Für die Astragali ist auch leicht erkennbar, daß die beiden Seckendorffer Stücke von kleineren Bisonten sind als die großen Taubacher, die wohl beide Unterarten repräsentieren, und daß sie zwei Geschlechter repräsentieren. Der kleine Astragalus aus Burgtonna dürfte aus den Deckschichten sein, in denen Flerow (1978: 110) einen Übergangstypus zwischen *B. priscus mediator* und *B. bonasus* vermutet. Er gehört wahrscheinlich zur neuen, kleinen Subspezies von Brugal. Der einzige vollständige *Bison*-Metatarsus von Taubach ist deutlich kleiner als die beiden aus dem Oberen Travertin von Weimar-Ehringsdorf und als jener aus den vorliegenden Funden. Der Metacarpus liegt in der Größenordnung der beiden kleinen Exemplare von Weimar-Ehringsdorf. Der große Metacarpus von Taubach (GL 271, KD 56), nach Flerow (1976: 192) von einer Kuh, muß zu einem Stier gehören. Auch alle anderen *Bison*-Reste der Villa Seckendorff repräsentieren einen kleinen *Bison*. Der metrische Vergleich berechtigt durchaus zu der Annahme, daß der *Bison* der Villa Seckendorff *Bison priscus mediator* nahesteht. Dafür spricht auch die relative Seltenheit der *Bison*-Reste unter den Funden. Flerow (1976: 207) betrachtet *B. p. mediator* als reine Waldform und sieht in der durch den Lebensraum bedingten vereinzelten Lebensweise die Ursache für die geringen Fundzahlen. Die Bisonten der offenen Landschaft, wie z. B. *B. p. priscus*, dagegen bilden große Herden, was zur Folge hat, daß mehr Individuen eingebettet wurden. Hiermit erklärt Flerow (l. c., S. 203) die große Anzahl von *Bison*-Resten in den älteren Schichten von Taubach und Weimar-Ehringsdorf.

Gattung *Rupicapra* Blainville 1816

?*Rupicapra rupicapra* (Linnaeus 1758)

Taf. 7, Fig. 6

Material und Maße:

Inv.-Nr.	Objekt
32517	D^3-Keim dext. 9,5x6,7x8,2 (LxB_vxB_h)
32538	Basioccipitalbruchstück, infans

Zwei weniger überzeugende Funde, wahrscheinlich von einem Individuum, weisen auf das mögliche Vorkommen von *Rupicapra* hin. Am D^3-Keim läßt sich aufgrund der Hypsodontie mit Sicherheit die Zugehörigkeit zu einem kleinen Cerviden, etwa dem Reh, ausschließen. Für einen Steinbock ist er zu klein. Nach Größe und Form kommt nur die Gemse in Frage, wie der unmittelbare Vergleich mit rezentem Material zeigt.

Das Basioccipitale ist ebenfalls von einem sehr jungen, möglicherweise von demselben Tier. Es hatte sich an den offenen Nähten aus dem Schädel gelöst. Rostral ist ein Stück des Corpus ossis basisphenoidalis abgebrochen. Es ist median leicht gekielt, und auch in der Form der Ala ossis basisphenoidalis sowie in den Lagebeziehungen der Foramina kommt nur *Rupicapra* in Frage. Bei den Ovicaprinen ist das Corpus viel breiter, bei *Capreolus* fehlt der mediane Kiel. Aus Mangel an geeignetem Vergleichsmaterial ist aber die Saiga-Antilope, für deren letztglaziales Vorkommen in Baden-Württemberg es ja Belege aus der Brillenhöhle gibt (Boessneck & von den Driesch 1973), nicht definitiv auszuschließen.

An sich ist der Nachweis von *Rupicapra* in der Fauna der Villa Seckendorff nicht ungewöhnlich, da mit *Marmota* und und *Microtus nivalis* auch andere montane Arten nachgewiesen sind (KOENIGSWALD 1985). Heute ist das Vorkommen der Gemse in Süddeutschland auf die Alpen, den Schwarzwald und die Schwäbische Alb beschränkt (SÄGESSER & KRAPP 1986: 324, Abb. 92) beschränkt. Letzteres geht auf Wiedereinbürgerung zurück. Die frühesten Funde von *Rupicapra rupicapra* in Europa stammen aus dem letzten Interglazial (KURTÉN 1968: 175). Die Art ist in Europa praktisch überall, wenn auch nicht sehr häufig, nachweisbar (TOEPFER 1963: 156).

3. Ergebnisse

Zusammensetzung und Taphonomie der Fauna

Die erste weitgehend vollständige Säugerliste findet sich in KOENIGSWALD (1985). Außer den dort aufgeführten Großsäugern konnten noch *Mustela, Megaloceros, Capreolus* und *Rupicapra* identifiziert werden (Tab. 28).

Die Masse der Kleinsäugerfunde ist auf Eintrag von Eulengewöllen zurückzuführen. Das fast vollständige Murmeltierskelett stammt von einem in seinem Bau verendeten Tier. Amphibien, Reptilien und Fische dürften zumindest teilweise ebenfalls als Nahrungsreste von Beutegreifern in den Karsthohlraum gelangt sein.

Die Großsäugerfauna besteht aus autochthonen und allochthonen Komponenten. Fuchs, Bär und Hyäne haben zumindest zeitweise in oder an der Höhle gelebt. Die

Tab. 28. Liste der Großsäugetiere der Villa Seckendorff. Mindestindividuenzahl (MIZ) basiert auf dem häufigsten Element unter Berücksichtigung aller Altersklassen.

Species	MIZ (n)	%
Carnivora		
Canis lupus	8	5,8
Vulpes vulpes	5	3,6
Ursus arctos	1	0,7
Ursus spelaeus	1	0,7
Mustela putorius vel *eversmanni*	1	0,7
Crocuta crocuta spelaea	16	11,6
Panthera leo spelaea	3	2,2
Proboscidea		
Mammuthus primigenius	8	5,8
Perissodactyla		
Equus germanicus	43	31,2
Equus hydruntinus	9	6,5
Coelodonta antiquitatis	8	5,8
Artiodactyla		
Megaloceros giganteus	4	2,9
Cervus elaphus	7	5,1
Capreolus capreolus	1	0,7
Rangifer tarandus	2	1,4
Bos primigenius	18	13,0
Bison priscus cf. *mediator*	2	1,4
?*Rupicapra rupicapra*	1	0,7
	138	99,8

Karstspalte diente auch als Fuchsbau, in denen die Fuchswelpen zur Welt kamen und eingingen.

Die Funde von Höhlen- und Braunbär stammen von sehr alten Tieren, die den Winterschlaf nicht überlebt haben.

Der dominierende Carnivore war die Höhlenhyäne. Die große Anzahl dieses Carnivoren und die zahlreichen Spuren, die er hinterließ, kennzeichnen die Großsäugerfauna der Villa Seckendorff als Rest eines Hyänenfreßplatzes. Viele Knochen zeigen die typischen Hyänenfraßspuren. Hyänen begnügen sich ja nicht nur mit dem Fleisch ihrer Beutetiere, sondern sie fressen auch deren markhaltige Knochen. ZAPFE (1939) konnte durch Studien an Tüpfelhyänen des Wiener Zoos zeigen, daß diese die gleichen Fraßspuren hinterlassen wie die, die man der Höhlenhyäne zuschreibt. Langknochen werden stets von proximal und distal angefressen, da dort die Knochen weniger stabil sind und markhaltige Spongiosa konzentriert ist.

Hyänenfraßspuren sind an den Knochen der beiden Equiden, bei *Coelodonta, Megaloceros, Cervus, Rangifer, Mammuthus* und bei den Boviden zweifellos belegt. Von den Langknochen dieser Tierarten gibt es oft nur Corpusstücke mit den Gebißeindrücken der Hyäne an den Enden. Die Höhlenhyäne war in der Lage, all diese Tiere selbst zu erlegen. Bei den Mammuten überwiegen die Jungtiere, die Opfer der Höhlenhyäne sein können. Sie können auch die Kadaver natürlich verendeter Tiere vor den Höhleneingang geschleppt haben. Die Hyänen haben hier nicht nur ihre Beute verzehrt. Sie brachten in der Höhle auch ihre Jungen zur Welt und versorgten sie, und die Alten zogen sich hier zum Sterben zurück. Unter den mindestens 16 Höhlenhyänen waren vier sehr junge und drei sehr alte.

Der Hyänenhorst hat offensichtlich die Wölfe angezogen, die sich mit dem begnügen mußten, was übrig blieb. Konkurrieren konnten sie mit der Hyäne nicht. Es gibt aber auch keine Hinweise, daß sie ihr zum Opfer fielen.

Die große Mehrzahl der Funde sind von Equiden. *Equus germanicus* allein stellt fast ein Drittel der Großsäugerfauna. *Bos primigenius* ist mit 13% der zweithäufigste Großsäuger.

Taphonomische Verzerrungen müssen bei quantitativer Faunenbetrachtung immer in Rechnung gestellt werden. Grundsätzlich haben aber die Arten, die primär in großer Zahl vorhanden waren, auch eine größere Chance, fossil überliefert zu werden. Es gab damals in der näheren Umgebung sicher mehr *Bos* als *Bison*, mehr Equiden als Boviden und Cerviden. *Coelodonta* und *Mammuthus* waren von untergeordneter Bedeutung.

Die Häufigkeit der Carnivoren, die ein Viertel der Gesamtfauna ausmachen, ist dadurch zu erklären, daß sie zum großen Teil zur autochthonen Fauna gehören. Sie haben zumindest zeitweise in oder an der Höhle gelebt. Alle anderen Großsäuger sind dort als Kadaver hineingelangt.

Klimatisch-ökologische Aussage der Großsäugerfauna

Hierzu haben sich bereits KOENIGSWALD (1985) für die Säuger und BÖTTCHER (1994) für die Fische, Amphibien und Reptilien geäußert.

Durch die Bearbeitung der Großsäuger konnten zusätzlich zum bisherigen Artenbestand *Mustela, Megaloceros, Capreolus* und *Rupicapra* identifiziert werden. Durch die beiden Cerviden wird der gemäßigte Charakter der Glazialfauna betont.

Daß die Fauna der Villa Seckendorff kaltzeitlich ist, wird durch *Mammuthus primigenius, Coelodonta antiquitatis* und *Rangifer,* die schlechthin als eiszeitliche Charaktertiere gelten, nahegelegt. Die meisten anderen Großsäuger sind in ihren Anforderungen an Klima und Lebensraum flexibler. Sie können sowohl in warm- als auch in kaltzeitlichen Faunen vorkommen.

Dies gilt auch für den Wolf. Die Art alleine sagt noch nicht viel über das Klima. Kältere Klimaverhältnisse fördern aber die Ausbreitung größerer Wölfe, so daß man in Kaltzeiten größere Wölfe vorfindet als in Warmzeiten (R. KAHLKE 1994). Die Seckendorffer Wölfe passen in der Größe zu anderen aus der letzten Eiszeit.

Der typisch glaziale Fuchs wäre der Eisfuchs. Der Rotfuchs der Seckendorffer Fauna bezeugt den eher gemäßigten Klimacharakter.

Der Riesenhirsch zeigt offene Landschaft an, ist aber in Warm- wie Kaltzeiten anzutreffen.

Die Seckendorffer Rothirsche, die dem *Cervus elaphus antiqui* nahestehen, repräsentieren eine letztinterglaziale Reliktpopulation, wie die geringe Größe und die zahlenmäßig erstrangige Stellung innerhalb der Cervidenfauna belegen. Der Austausch gegen den aus dem Osten kommenden starken glazialen Rothirsch hatte offenbar noch nicht stattgefunden. Mit zunehmend ungünstigerem Klima trat im Würm der Rothirsch zugunsten des Rens zurück. In der Vogelherd-Fauna stehen in der Mousterien-Schicht VII zwei Rothirschfunde einem vom Ren gegenüber. Ab dem Aurignacien (Schicht V) überwiegt dort stets *Rangifer,* im Magdalénien (Schichten II und III) gab es keine Rothirsche mehr (LEHMANN 1954, Tab. S. 115).

Der etwas unsichere Einzelfund vom Reh soll nicht überbewertet werden, bestätigt aber in der Tendenz den durch die Rothirsche gewonnenen Eindruck.

Rangifer ist sicher nachgewiesen, aber sehr selten. Möglicherweise stammen die Funde von winterlichen Zuwanderern.

Rupicapra, eine montane Art, soll wegen der unsicheren Bestimmung (*Saiga* nicht auszuschließen) nicht weiter erwähnt werden.

Die Bovidenfunde insgesamt unterstreichen den gemäßigten Charakter der Seckendorffer Großsäugerfauna. *Bos primigenius,* eigentlich ein interglazialer Bovide, ist wesentlich häufiger als *Bison priscus.* Auch im Mengenverhältnis *Bos* zu *Bison* stimmt die Bovidenfauna der Villa Seckendorff tendenziell mit Vogelherd-VII überein. Die geringe Größe des Seckendorffer *Bisons* bezeugt die Affinität zu *Bison priscus mediator,* der eine Waldform und ebenfalls eine Reliktform aus dem letzten Interglazial ist. Der *Bison* der subarktischen Steppe ist der große Steppenwisent.

Die Pferde sind mehr in der offenen Landschaft anzusiedeln.

Insgesamt zeigt die Großsäugerfauna einen sehr frühen Abschnitt der letzten Eiszeit an. Es waren noch reichlich Waldbestände im Neckartal vorhanden. Die Paarhufer sind überwiegend interglaziale Relikte.

Der glaziale Charakter der Großsäugerfauna wird durch Mammut, Fellnashorn und Ren eindeutig belegt, die auch winterliche Zuwanderer sein können. Tendenziell sind die Seckendorffer Großsäugerfauna und Vogelherd-VII recht ähnlich. Bei beiden ist *Equus germanicus* die häufigste Form, der Rothirsch der häufigste Cervide, *Bos* zahlreicher als *Bison.* In der Vogelherd-VII-Fauna gibt es aber noch mehr Equiden und weniger Boviden, überwiegen also die Tiere der steppenartigen Landschaft. Der Vogelherd im Lonetal auf der trockenen Karstfläche der Ostalb war überwiegend von offener Landschaft umgeben. In der näheren Umgebung der Villa Seckendorff waren die Auewälder des Neckars dominierend. Im Osten schloß sich die trockene Hochebene des Schmidener Feldes an. Ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Faunen besteht hinsichtlich der Entstehung. Die Großsäuger der

Villa Seckendorff wurden zum großen Teil von Hyänen eingebracht, die Fauna des Vogelherds dagegen wurde vom Menschen als Jagdbeute eingeschleppt (Lehmann 1954: 119). Aber beide sind Beutegreifer und jagen am erfolgreichsten die häufig vorkommenden Tiere.

Die Fauna der Villa Seckendorff zeigt im Artenspektrum der Säugetiere auch viele Gemeinsamkeiten mit jener aus der Steppennager-Schicht des Steinbruchs Biedermann in Stuttgart-Untertürkheim (vgl. Adam & Berckhemer 1983, Tab. 2). Gemeinsame ökologisch relevante Formen sind: *Marmota, Spermophilus citelloides, Allactaga major, Mammuthus primigenius, Coelodonta antiquitatis, Equus hydruntinus, Cervus elaphus* und *Rangifer.*

Biostratigraphische Einstufung aufgrund der Großsäuger

Adam (1966) datiert die Fauna an den Beginn der letzten Eiszeit. Seiner Einschätzung lagen die Kenntnis der Großsäuger und der geologischen Gesamtsituation zu Grunde.

Koenigswald (1985) begründet die Einstufung der Fauna in das frühe letzte Glazial mittels der Kleinsäuger. Das Vorkommen von *Arvicola terrestris,* die im Laufe des letzten Interglazials aus *Arvicola cantiana* hervorgegangen ist, bedeutet frühes Würm als Maximalalter. *Dicrostonyx gulielmi rotundus,* die ursprünglichere Subspezies, gestattet die zeitliche Einengung auf das Anaglazial. Innerhalb des Anaglazials wird der kleine *Spermophilus citelloides,* der in der Villa Seckendorff belegt ist, vom größeren *Spermophilus superciliosus* abgelöst.

Kennzeichnend für das frühe Anaglazial ist das Auftreten mehrerer Steppentiere, von denen *Equus hydruntinus, Spermophilus citelloides* und *Allactaga major* auch hier vorkommen.

Ist die Einstufung in das frühe Anaglazial der Würmeiszeit auch alleine mit Hilfe der Großsäuger möglich?

Der Artenbestand an Großsäugern kennzeichnet zunächst eine kaltzeitliche Fauna mit stark gemäßigten Einflüssen oder eine warmzeitliche Fauna mit einigen nordischen und kontinentalen Komponenten. Alle nachgewiesenen Großsäugerarten der Villa Seckendorff (Tab. 28) gab es auch schon vor der letzten Eiszeit.

Bei entsprechender Erhaltung und Anzahl an Zähnen ist das Mammut biostratigraphisch relevant. Die vorliegenden Mammutzähne gehören mit Sicherheit zu *Mammuthus primigenius.* Sie fügen sich auch problemlos in das morphometrische Spektrum Würm-eiszeitlicher Mammutzähne. Die Zugehörigkeit zu *Mammuthus primigenius fraasi,* der Frühform des Mammuts, die aus den Frühriß-zeitlichen Ablagerungen von Steinheim a. d. Murr zahlreich vorliegen, ist aber erhaltungsbedingt nicht definitiv auszuschließen.

Equus germanicus, ein mittelgroßes Pferd, ist das charakteristische caballoide Pferd des frühen Würm. Im Spätwürm gab es in Süddeutschland ein kleines Pferd, das dem Przewalskipferd nahestand. Die früheren Pferde, *Equus taubachensis* von Taubach und Weimar-Ehringsdorf und *Equus achenheimensis* von Achenheim (Riß), sind größer. *Equus germanicus* kommt in Frankreich aber auch in Präwürm-zeitlichen Faunen vor, z. B. in Fontéchevade und La Quina (Eisenmann 1991), so daß ein höheres Alter als Würm durch *Equus germanicus* nicht auszuschließen ist.

Oben wurden bereits die Gemeinsamkeiten mit der Fauna aus der Steppennagerschicht des Biedermannschen Steinbruchs in Stuttgart-Untertürkheim erwähnt. Soergel (1940) weist diese den Oberen vom Unteren Travertin trennende Schicht aufgrund des Vorkommens von Mammut, Fellnashorn und Rentier einem Glazial zu. KOENIGSWALD (1973) sieht in der Steppennagerschicht den Beginn des letzten Glazials dokumentiert. ADAM (1983, Anmerkung 28) dagegen erkennt in der Steppennagerschicht lediglich eine kontinentale Phase innerhalb der letzten Warmzeit. SCHWEIGERT (1991) wies im Oberen wie im Unteren Travertin Blätter von Stieleiche und Esche nach, was für eine Entstehung beider Travertinlagen in einem warmzeitlichen Klima spricht. Er hält es auch für wahrscheinlich, daß der Eichen- und Eschenmischwald über die Zeit der Bildung der Steppennager-Schicht im Neckartal erhalten blieb. Nach ihm ist es ausgeschlossen, daß dieser Horizont den Beginn des Würm-Glazials markiert.

Dies hat zur Folge , daß das Vorkommen von Mammut, Fellnashorn und Rentier nicht mehr zwingend ein Glazial indizieren, sondern es genügt schon eine kühle und trockene Phase in einem Interglazial.

Auch in Weimar-Ehringsdorf gibt es aus dem Pariser Horizont, der den Oberen vom Unteren Travertin trennt, Funde von Mammut und Rangifer (SCHÄFER 1991, Tab. 1).

Für die stratigraphische Interpretation der Großsäugerfauna der Villa Seckendorff bedeutet dies, daß man sie ebenso gut in eine kühle Phase der letzten Warmzeit einordnen könnte. Die räumliche Nähe zum Steinbruch BIEDERMANN läßt dies auch naheliegend erscheinen. Das stratigraphische Auflösungsvermögen der Großsäuger reicht nicht aus zur Unterscheidung einer Intra-Eem-Kaltphase vom frühen Würm. Das Vorkommen einer modernen *Arvicola terrestris*, von *Lemmus lemmus* und *Dicrostonyx* in der Kleinsäugerfauna und deren Fehlen in der Steppennagerschicht zeigen aber einen Altersunterschied beider Faunen an, so daß an der Einstufung der Fauna der Villa Seckendorff in das frühe Würm-Glazial keine Zweifel bestehen.

4. Literatur

ADAM, K. D. (1959): Mittelpleistozäne Caniden aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., **27**, 46 S., 10 Abb., 4 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.

– (1966): Quartärforschung am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **167**, 14 S., 11 Abb., 4 Tab.; Stuttgart. – [1966 a]

– (1966): IV. Die Mammutreste. – *In*: EHRENBERG. K. u. a.: Die Teufels- oder Fuchslucken bei Eggenburg (NÖ). – Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Denkschr., **112**: 39–60, 1 Tab., Taf. 1–4; Wien. – [1966 b]

– (1988): Über pleistozäne Elefanten-Funde im Umland von Erzurum in Ostanatolien. Ein Beitrag zur Namengebung von *Elephas armeniacus* und *Elephas trogontherii*. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **146**, 89 S., 19 Abb., 9 Tab.; Stuttgart.

ADAM, K. D. & BERCKHEMER, F. (1983): Der Urmensch und seine Umwelt im Eiszeitalter auf Untertürkheimer Markung. Ein Beitrag zur Urgeschichte des Neckarlandes. 88 S., 63 Abb., 4 Tab.; Stuttgart (Bürgerverein Stuttgart).

AMBROSETTI, P. (1967): Cromerian fauna of the Rome area (Italy). – Quaternaria, **9**: 267–283, 3 Abb., 2 Taf.; Rom.

AZZAROLI, A. (1979): Critical remarks on some Giant Deer (genus *Megaceros* OWEN) from the Pleistocene of Europe. – Palaeontographia Italica, **71**, N. S. **41**: 5–16, 4 Abb.; Pisa.

BOESSNECK, J. & DRIESCH, A. VON DEN (1973): Die jungpleistozänen Tierknochenfunde aus der Brillenhöhle. – *In*: RIEK, G.: Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blaubeuren. – Forsch. u. Ber. Vor- Frühgesch. Baden-Württ., **4/2**: 1–105, 2 Abb., 4 Diagr., 48 Tab., 16 Taf.; Stuttgart.

BÖTTCHER, R. (1994). Niedere Wirbeltiere (Fische, Amphibien, Reptilien) aus dem Quartär von Stuttgart. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **215**, 75 S., 6 Taf., 11 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Brugal, J.-P. (1984): Contribution à l'étude des Grands Bovidés Plio-Pléistocènes d'Europe occidentale. – C. R. Acad. Sci. Paris, 298, Sér. II, **15**: 671–674, 2 Abb.; Paris.

– (1984/85): Le *Bos primigenius* Boj., 1827 du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). – Bull. Mus. Anthrop. préhist. Monaco, **28**: 7–62, 16 Abb., 12 Tab.; Monaco.

Daxner-Höck, G. (1975): Caniden-, Feliden- und Musteliden-Funde aus dem Travertin von Weimar-Ehringsdorf. – Abh. zentr.-geol. Inst., **23**: 485–500, 5 Tab., Taf. 49–53; Berlin.

Dietrich, W. O. (1945): Nashornreste aus dem Quartär Deutsch-Ostafrikas. – Paläontographica, **96**: 45–90, 1 Abb., Taf. 13–19; Stuttgart.

Driesch, A. von den (1982): Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen. 2. Aufl. 114 S., viele Abb.; München.

Eisenmann, V. (1991): Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. – Geobios, **24/6**: 747–759, 5 Abb., 3 Tab.; Lyon.

Flerow, C. C. (1971): On the history of *Bison*. – Abh. Hess. Landesamt Bodenforsch., **60** (Heinz-Tobien-Festschrift): 59–63, 1 Tab.; Wiesbaden.

– (1975): Die *Bison*-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. – Abh. zentr.-geol. Inst., **23**: 171–199, 7 Abb., Taf. 15; Berlin.

– (1976): Die fossilen Bisonreste und ihre Stellung in der Entwicklungsgeschichte der Gattung *Bison* in Europa. – Quartärpaläontologie, **2**: 179–208, 16 Abb., 21 Tab., Taf. 11–15; Berlin.

– (1978): Die *Bison*-Reste aus den Travertinen von Burgtonna in Thüringen. – Quartärpaläontologie, **3**: 107–111, 5 Abb.; Berlin.

– (1984): Die *Bison*-Reste aus den Travertinen von Weimar. – Quartärpaläontologie, **5**: 355–360, 3 Abb., 1 Taf.; Berlin.

Forsten, A. & Ziegler, R. (1995): The horses (Mammalia, Equidae) from the early Wuermian of Villa Seckendorff, Stuttgart-Bad Cannstatt, Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **224**, 22 S., 10 Abb., 6 Tab., 1 Taf.; Stuttgart.

Gee, H. (1993): The distinction between postcranial bones of *Bos primigenius* Bojanus, 1827 and *Bison priscus* Bojanus, 1827 from the British Pleistocene and the taxonomic status of *Bos* and *Bison*. – J. quaternary Sci., **8/1**: 79–92, 8 Abb., 7 Tab.; London.

Grün, R., Brunnacker, K. & Hennig, G. J. (1982): ^{230}Th/^{234}U-Daten mittel- und jungpleistozäner Travertine im Raum Stuttgart. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **64**: 201–211, 3 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

Guenther, E. W. (1981): Die Backenzähne der Mammute von Salzgitter-Lebenstedt. – Quartärpaläontologie, **4**: 27–41, 5 Tab., 4 Taf.; Berlin.

Guérin, C. (1980): Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. – Documents Lab. Géol. Lyon, **79/1–3**: 1182 S., 114 Abb., 155 Tab., 21 Taf.; Lyon.

Habermehl, K.-H. (1961): Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild. 223 S., 130 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).

Hagmann, G. (1899): Die diluviale Wirbeltierfauna von Völklingshofen (Ober-Elsass). I. Teil. Raubtiere und Wiederkäuer mit Ausnahme der Rinder. – Abh. geol. Specialkarte Elsass-Lothringen, N. F. **3**, 136 S., 10 Tab., 7 Taf.; Strassburg.

Hemmer, H. (1977): Die Carnivorenreste (mit Ausnahme der Hyänen und Bären) aus den jungpleistozänen Travertinen von Taubach bei Weimar. – Quartärpaläontologie, **2**: 379–387, 3 Abb., 4 Tab., Taf. 53–54; Berlin.

– (1978): Die Feliden- und Canidenreste aus den jungpleistozänen Travertinen von Burgtonna in Thüringen. – Quartärpaläontologie, **3**: 155–162, 4 Abb., 4 Tab., Taf. 44–45; Berlin.

Heptner, V. G., Naumov, N. P. (1974, Hrsg.): Die Säugetiere der Sowjetunion. **2**. Seekühe und Raubtiere. 1006 S., 181 Abb., 65 Tab.; Jena (G. Fischer).

Hilzheimer, M. (1918): Dritter Beitrag zur Kenntnis der Bisonten. – Archiv f. Naturgesch., A, **84/6**: 41–87, 25 Abb.; Berlin.

KAHLKE, H. D. (1975): Die Cervidenreste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. — Abh. zentr.-geol. Inst., **23**: 201—249, 26 Abb; Berlin.

— (1977): Die Cervidenreste aus dem Travertin von Taubach. — Quartärpaläontologie, **2**: 209—223, 8 Abb., Taf. 16—17; Berlin.

— (1978): Die Cerviden-Reste aus dem Travertin von Burgtonna. — Quartärpaläontologie, **3**: 113—122, 6 Abb., Taf. 32—33; Berlin.

— (1984): Die Cerviden-Reste aus den Travertinen von Weimar (Travertine im Stadtgebiet). — Quartärpaläontologie, **5**: 361—367, 3 Abb., 2 Taf.; Berlin.

KAHLKE, R.-D. (1994): Die Entstehung, Entwicklung und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **546**, 164 S., 23 Abb.; Frankfurt a. M.

KOENIGSWALD, W. v. (1973): *Lagurus lagurus* im jungpleistozänen Travertin des Biedermannschen Steinbruchs (Stuttgart-Untertürkheim). — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1973**: 667—673, 5 Abb.; Stuttgart.

— (1985): Die Kleinsäuger aus der *Allactaga*-Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstatt aus dem frühen letzten Glazial. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **110**, 40 S., 39 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

KURTÉN, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. 317 S., 111 Abb., 15 Abb.; London (Weidenfels & Nicolson).

— (1975): Fossile Reste von Hyänen und Bären (Carnivora) aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. — Abh. zentr.-geol. Inst., **23**: 465—484, 3 Abb., Taf. 44—48; Berlin.

— (1977): Bären- und Hyänenreste aus dem Pleistozän von Taubach. — Quartärpaläontologie, **2**: 361—378, 6 Abb., 15 Tab., Taf. 38—42; Berlin.

— (1978): Bären- und Hyänenreste aus dem Pleistozän von Burgtonna in Thüringen. — Quartärpaläontologie, **3**: 151—153, 1 Abb., Taf. 42—43; Berlin.

LEHMANN, U. (1949): Der Ur im Diluvium Deutschlands und seine Verbreitung. — N. Jb. Min. Geol. Paläont., B, **90**: 163—266, 1 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.

— (1954): Die Fauna des „Vogelherds“ bei Stetten ob Lontal (Württemberg). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **99/1**: 33—146, 7 Abb., Taf. 4—7; Stuttgart.

NEHRING, A. (1880): Übersicht über vierundzwanzig mitteleuropäische Quartär-Faunen, zusammengestellt und mit Bemerkungen versehen. — Z. Deutsche geol. Ges., **1880**: 465—509, 1 Übersichtstaf.; Berlin.

POHLIG, H. (1892): Die Cerviden des thüringischen Diluvial-Travertines mit Beiträgen über andere fluviatile und über recente Hirschformen. — Palaeontographica, **39**: 215—261, 29 Abb.; 4 Taf.; Stuttgart.

REIFF, W. (1965): Das Alter der Sauerwasserkalke von Stuttgart — Münster — Bad Cannstatt — Untertürkheim. — Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **47**: 111—134, 3 Abb., 3 Beil.; Stuttgart.

— (1981): Reste des Urmenschen im Travertin von Stuttgart-Bad Cannstatt. — Bl. Schwäb. Albver., **1981**/3: 81—85, 7 Abb.; Stuttgart.

— (1991): Ocker und Ockergewinnung im Sauerwasserkalk von Stuttgart-Bad Cannstatt. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **169**, 21 S., 9 Abb.; Stuttgart.

SÄGESSER, H. & KRAPP, F. (1986): *Rupicapra rupicapra* (LINNAEUS, 1758) — Gemse, Gams. — *In*: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/II. Paarhufer. S. 316—348, Abb. 88—92, Tab. 71—82; Wiesbaden (Aula).

SALA, B. (1986): *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene — Italy) and revision of the European species of bison. — Palaeontographia Italica, **74**: 113—170, 23 Abb., 23 Tab., 6 Taf.; Pisa.

SCHÄFER, D. (1991): Weimar-Ehringsdorf: Diskussionsstand zur geochronologischen und archäologischen Einordnung sowie aktuelle Aufschlußsituation. — Quartär, **41/42**: 19—43, 10 Abb., 1 Tab.; Saarbrücken.

SCHERTZ, E. (1936): Zur Unterscheidung von *Bison priscus* BOJ. und *Bos primigenius* BOJ. an Metapodien und Astragalus, nebst Bemerkungen über einige diluviale Fundstellen. — Senckenbergiana, **18/1—2**: 37—71, 17 Abb.; Frankfurt a. M..

SCHÜTT, G. (1969): Die jungpleistozäne Fauna der Höhlen bei Rübeland im Harz. — Quartär, **20**: 79—125, Taf. 3—5; Bonn. — [1969a]

— (1969): Untersuchungen am Gebiß von *Panthera leo fossilis* (v. REICHENAU 1906) und

Panthera leo spelaea (GOLDFUSS 1810). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **134**: 192–220, 2 Abb., 5 Tab., Taf. 23–24; Stuttgart. – [1969b]

– (1971): Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung *Crocuta*. – Mainzer naturwiss. Arch., **10**: 29–76, 11 Abb., 11 Tab.; Mainz.

SCHWEIGERT, G. (1991): Die Flora der Eem-interglazialen Travertine von Stuttgart-Untertürkheim (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **178**, 43 S., 4 Abb., 2 Tab., 10 Taf.; Stuttgart.

SICKENBERG, O. (1969): Die Fauna aus dem Kalkmergel von Lehringen. – Geol. Jb., **87**: 251–264, 2 Abb., 2 Tab.; Hannover.

SOERGEL, W. (1940): Zur biologischen Beurteilung diluvialer Säugetierfaunen. – Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **1940/4**, 39 S.; Heidelberg.

STAMPFLI, H. R. (1963): Wisent, *Bison bonasus* (LINNÉ, 1758), Ur, *Bos primigenius* BOJANUS, 1827, und Hausrind, *Bos taurus* LINNÉ, 1758. – *In*: BOESSNECK, J., JÉQUIER, J.-P., STAMPFLI, H.-R.: Seeberg, Burgäschisee-Süd. Die Tierreste. – Acta Bernensia, **2/3**: 117–196, Abb. 6–42; Bern.

STORCH, G. (1969): Über Kleinsäuger der Tundra und Steppe in jungpleistozänen Eulengewöllen aus dem nordhessischen Löß. – Natur und Museum, **99**: 541–551, 4 Abb.; Frankfurt a. M.

THENIUS, E. (1966): V. Cervidae und Perissodactyla (Equidae, Rhinocerotidae). – *In*: EHRENBERG, K. u. a.: Die Teufels- oder Fuchslucken bei Eggenburg (NÖ). – Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Denkschr., **112**: 61–82, 4 Tab., Taf. 5–9; Wien.

TOEPFER, V. (1963): Die Tierwelt des Eiszeitalters. 198 S., 46 Abb., 20 Taf.; Leipzig (Akad. Verlagsges. Geest & Portig).

ZAPFE, H. (1939): Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne. Die urgeschichtliche Bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. – Palaeobiologica, Archiv für die Erforschung des Lebens der Vorzeit und seiner Geschichte, **7/2**: 111–146, 17 Abb.; Wien.

– (1966): Die übrigen Carnivoren (außer Höhlenhyäne und Höhlenbär). – *In*: EHRENBERG, K. u. a.: Die Teufels- oder Fuchslucken bei Eggenburg (NÖ). – Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Denkschr., **112**: 23–38, Abb. 2–3, 7 Tab.; Wien.

ZIEGLER, B. (1986): Der Schwäbische Lindwurm. Funde aus der Urzeit. 171 S., 166 Abb.; Stuttgart (Theiss).

Anschrift des Verfassers:
Dr. R. Ziegler, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Canis lupus LINNAEUS

Fig. 1. Unterkiefer mit I_3-P_4 sin., I_1-I_2, C, P_1-P_4, M_1 dext., occlusal; SMNS 31300. – Ca. x0,5.

Fig. 2. Oberkiefer sin. mit P^2-M^2, occlusal; SMNS 31299. – Ca. x0,5.

Vulpes vulpes (LINNAEUS)

Fig. 3. Unterkiefer sin. mit P_2-M_2, a. occlusal, b. labial; SMNS 31313. – Ca. x1.

Fig. 4. Unterkiefer dext. mit D_3-D_4, a. occlusal, b. labial, c. lingual; SMNS 31314. – Ca. x1.

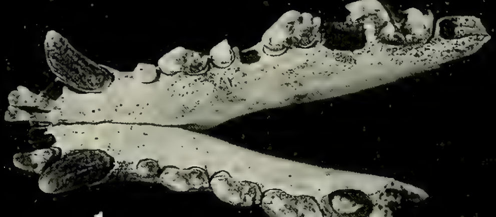
Fig. 5. M^1 dext., occlusal; SMNS 31311. – Ca. x1.

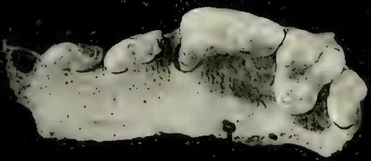
Mustela putorius LINNAEUS vel *eversmanni* LESSON

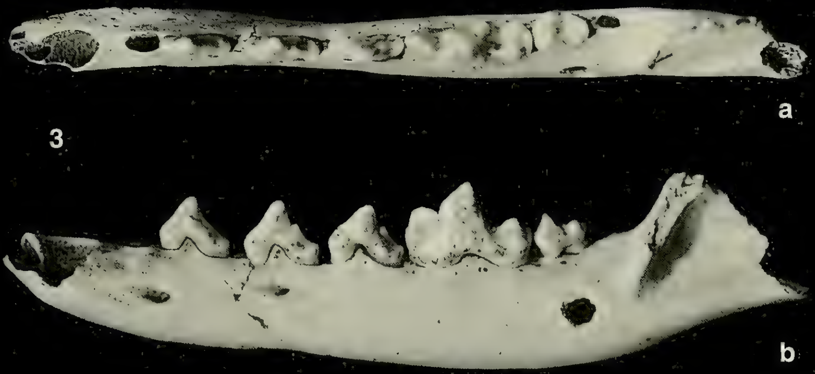
Fig. 6. Os coxae dext., lateral; SMNS 32529. – Ca. x1.

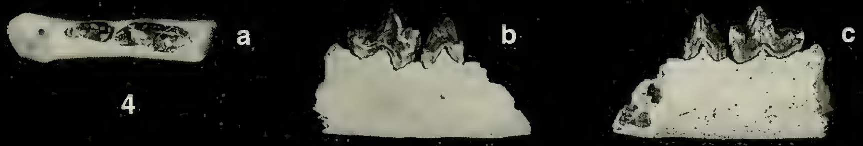
Fig. 7. Femur dext., cranial; SMNS 32529. – Ca. x1.

Fig. 8. Tibia dext., dorsal; SMNS 32529. – Ca. x1.
(Fig. 6–8 zu einem Individuum)

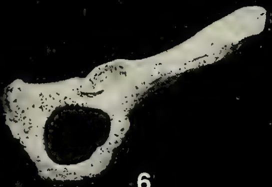

1


2


3


4

5


6

7

8

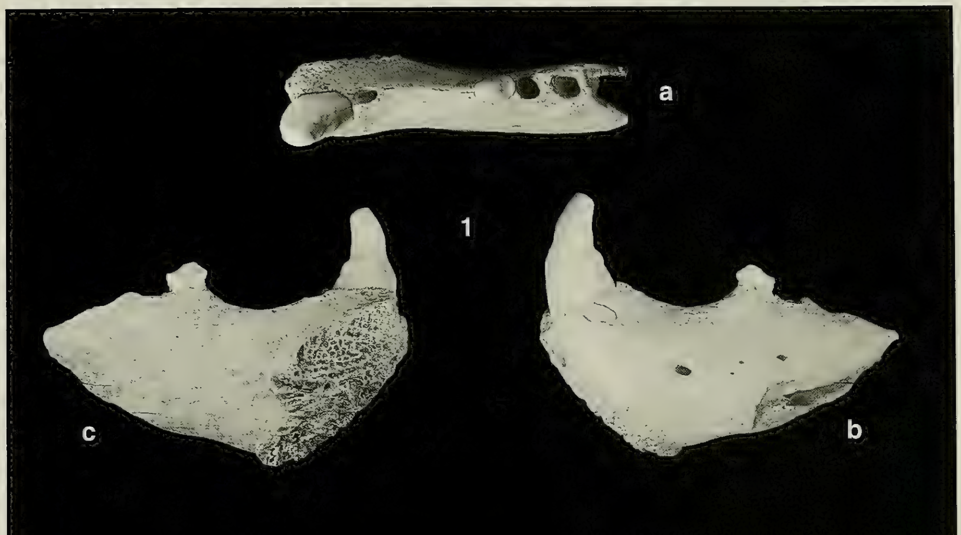
Tafel 2

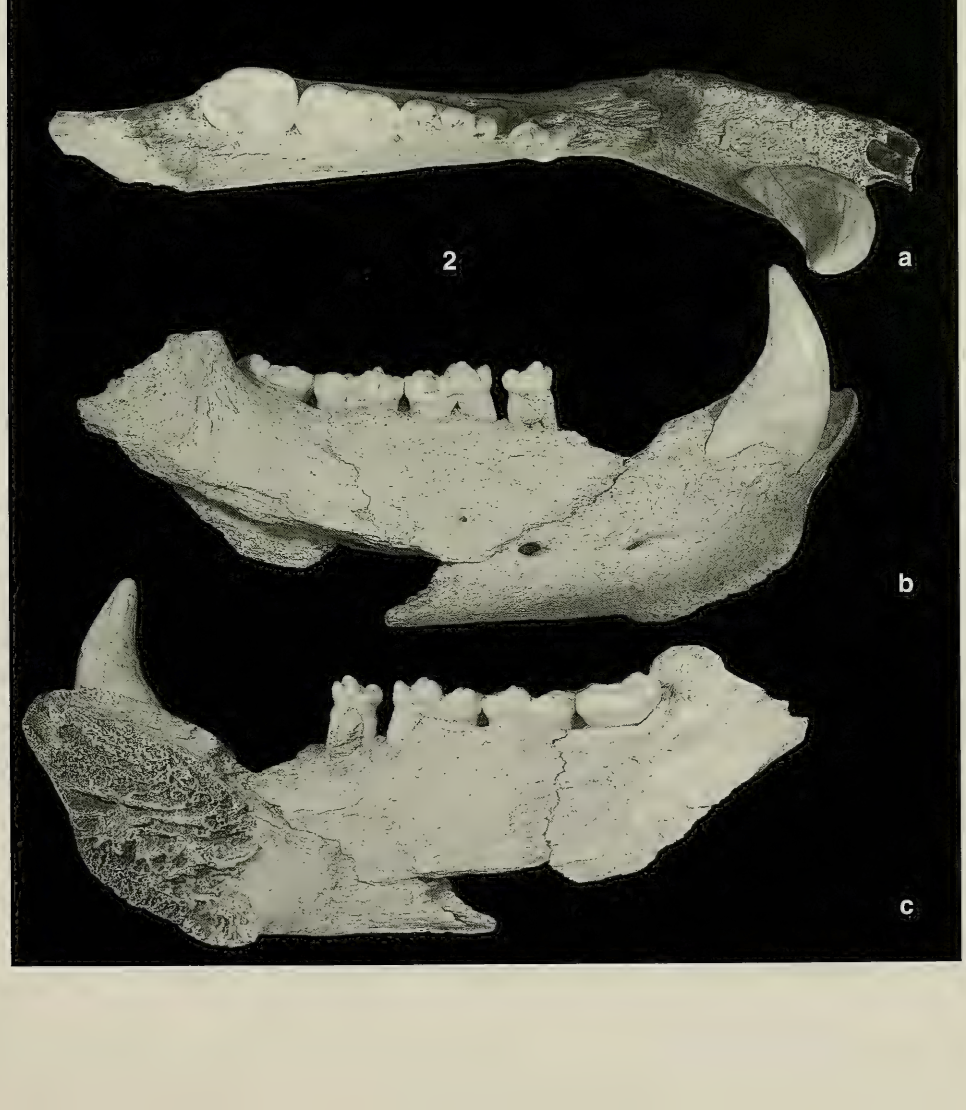
Ursus arctos Linnaeus

Fig. 1. Unterkiefer sin. mit C und P_4, a. occlusal, b. labial, c. lingual; SMNS 31422. – Ca. x0,4.

Ursus spelaeus Rosenmüller & Heinroth

Fig. 2. Unterkiefer dext. mit C und P_4–M_3, a. occlusal, b. labial, c. lingual; SMNS 31423. – Ca. x0,4.


a
1
c
b


a
2
b
c

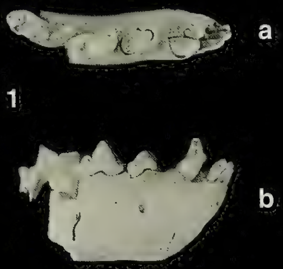
Tafel 3

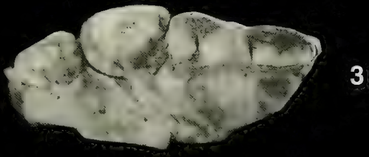
*Crocuta crocuta spelaea (*Goldfuss)

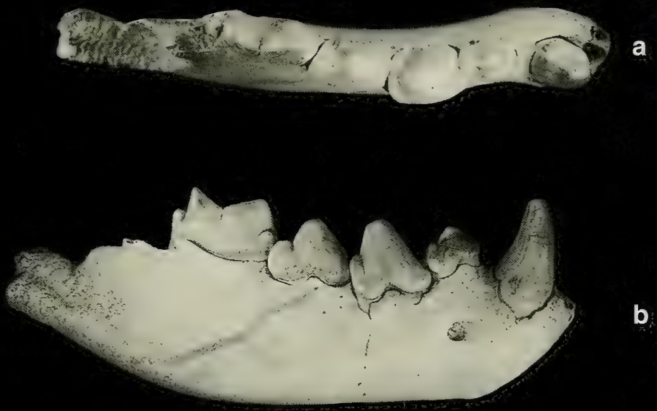
Fig. 1. Unterkiefer dext. mit Id_1-D_4, Id_4 lingual von Cd, a. occlusal, b. labial; SMNS 31404. – Ca. x0,5.
Fig. 2. Unterkiefer dext. mit $C-M_1$, a. occlusal, b. labial; SMNS 31375. – Ca. x0,5.
Fig. 3. Oberkiefer sin. mit P^2-P^4, occlusal; SMNS 31340. – Ca. x0,5.

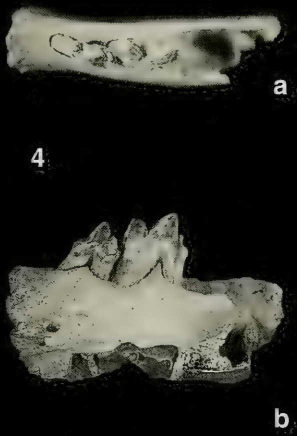
Panthera leo spelaea (Goldfuss)

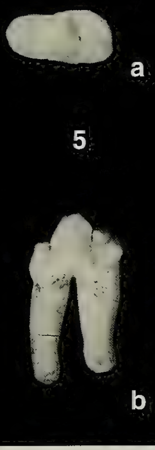
Fig. 4. Unterkiefer sin. mit D_3-D_4, a. occlusal, b. labial; SMNS 31410. – Ca. x0,5.
Fig. 5. P_4 sin., a. occlusal, b. labial; SMNS 31413. – Ca. x0,5.
Fig. 6. Metatarsale IV sin., a. dorsal, b. plantar; SMNS 31420. – Ca. x0,5.

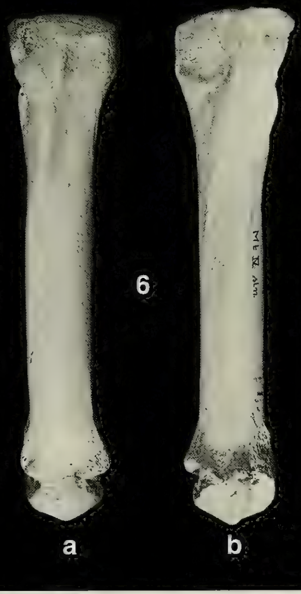

1


3


2


4

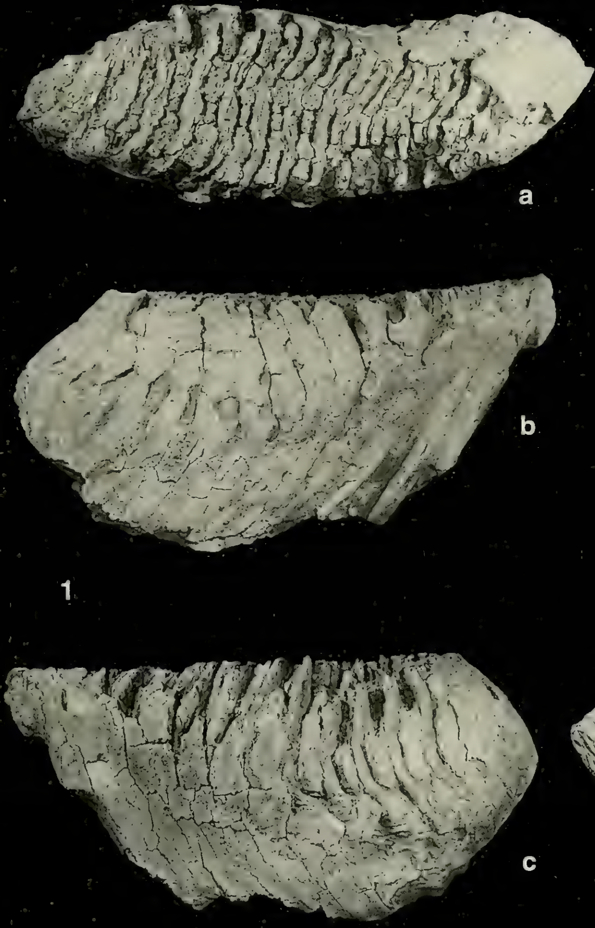

5


6

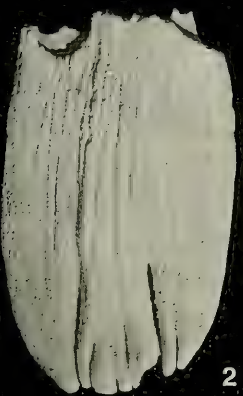
Tafel 4

Mammuthus primigenius (BLUMENBACH)

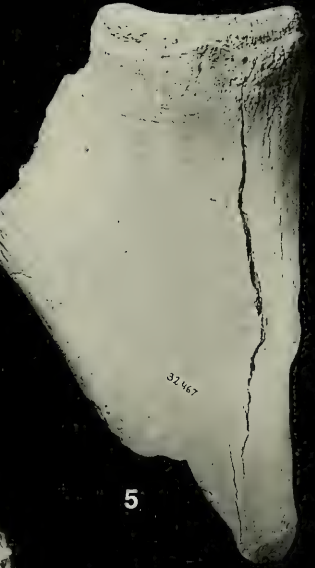
Fig. 1. M_3 dext., a. occlusal, b. labial, c. lingual; SMNS 32444. – Ca. x0,3.
Fig. 2. M^2 dext.-Lamelle, proximal; SMNS 32453. – Ca. x0,5.
Fig. 3. m_2 dext., a. occlusal, b. labial; SMNS 32455. – Ca. x0,5.
Fig. 4. m^2 sin., a. occlusal, b. lingual; SMNS 32451. – Ca. x0,5.
Fig. 5. Tibia prox. dext. mit Bißspuren, medial; SMNS 32467. – Ca. x0,3.
Fig. 6. Corpus tibiae sin. mit Bißspuren, dorsal, Kalb; SMNS 32580. – Ca. x0,3.



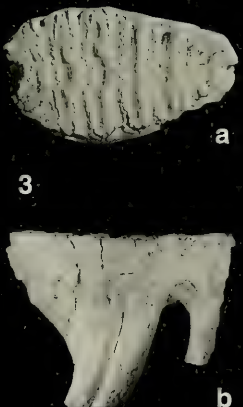
1



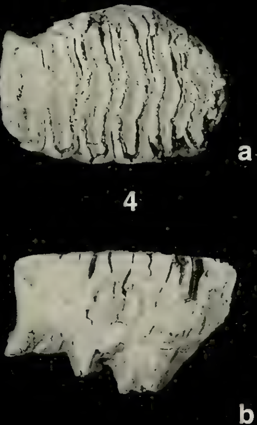
2



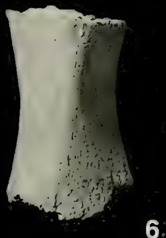
5



3



4



6

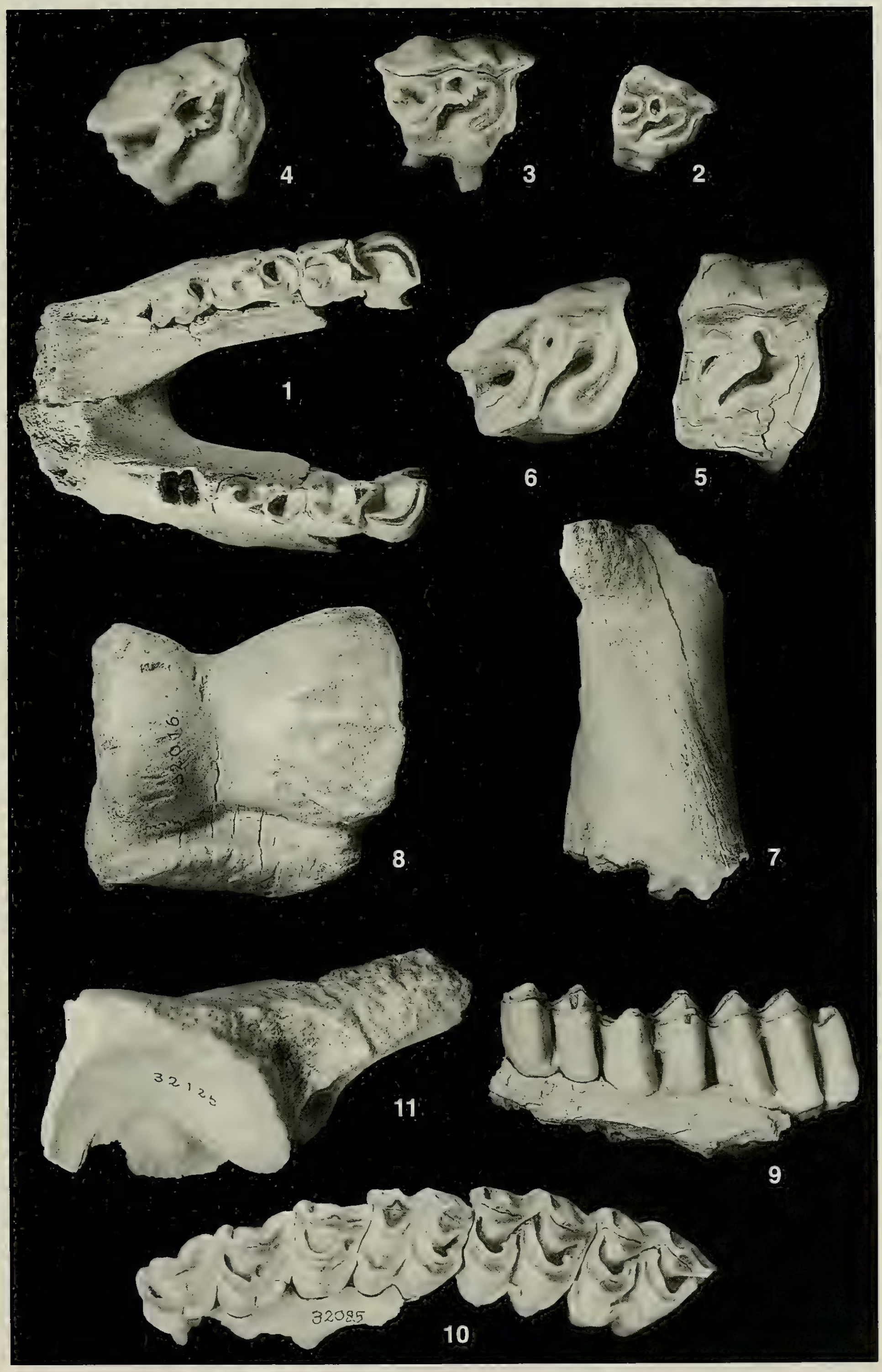
Tafel 5

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach)

Fig. 1. Unterkiefer mit D_2–D_3 sin., D_1–D_3 dext., occlusal; SMNS 32063. – Ca. x0,5.
Fig. 2. D^2 dext., occlusal; SMNS 32059. – Ca. x0,5.
Fig. 3. D^3 dext., occlusal; SMNS 32060. – Ca. x0,5.
Fig. 4. D^4 dext., occlusal; SMNS 32005. – Ca. x0,5.
(Fig. 1–4 wahrscheinlich von einem Kalb)
Fig. 5. M^1 dext., occlusal; SMNS 32008. – Ca. x0,5.
Fig. 6. M^2 dext., occlusal; SMNS 32009. – Ca. x0,5.
Fig. 7. Corpus tibiae dext., Fraßrest, dorsal; SMNS 32561. – Ca. x0,3.
Fig. 8. Astragalus sin. mit Bißspuren, dorsal; SMNS 32016. – Ca. x0,5.

Cervus elaphus Linnaeus

Fig. 9. Unterkiefer sin. mit M_1–M_3, labial; SMNS 32077. – Ca. x0,7.
Fig. 10. Oberkiefer sin. mit P^2–M^1+M^2–M^3 lose, occlusal; SMNS 32085. – Ca. x0,7.
Fig. 11. Ischium sin. mit Bißspuren, lateral; SMNS 32125. – Ca. x0,7.


4
3
2
1
6
5
8
32016
7
32125
11
9
32085
10

Tafel 6

Megaloceros giganteus (BLUMENBACH)

Fig. 1. Corpus humeri dext., Fraßrest, cranial; SMNS 32108. – Ca. x0,5.

Rangifer tarandus (LINNAEUS)

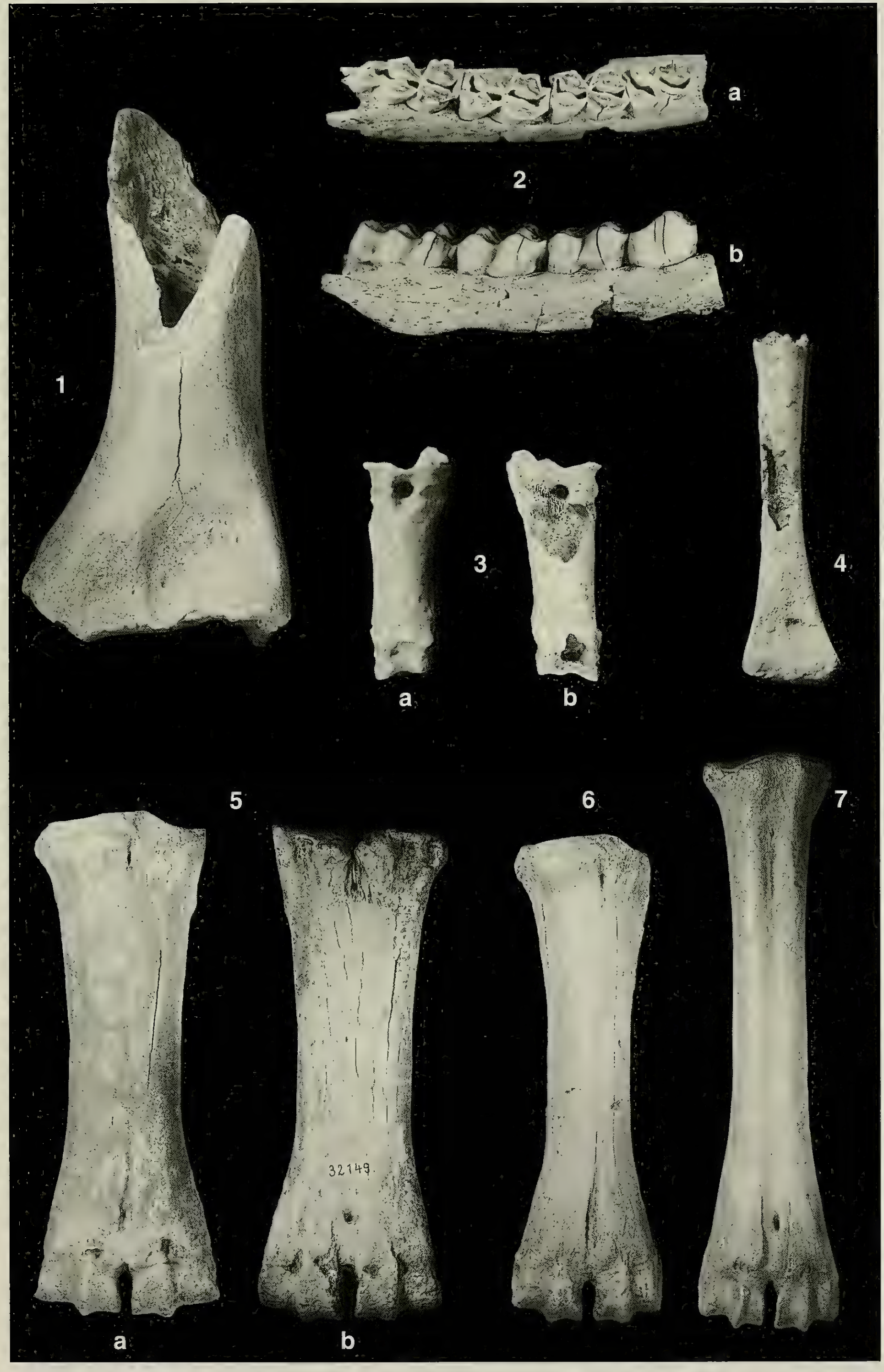
Fig. 2. Unterkiefer dext. mit P_4–M_3, a. occlusal, b. labial; SMNS 32074. – Ca. 0,7x.
Fig. 3. Phalanx 1 mit Bißspuren, a. dorsal, b.plantar; SMNS 32491. – Ca. x0,7.

Capreolus capreolus (LINNAEUS)

Fig. 4. Corpus humeri sin., Kitz, cranial; SMNS 32516. – Ca. x0,7.

Bos primigenius BOJANUS

Fig. 5. Metacarpus sin., Stier, a. dorsal, b. palmar; SMNS 32149. – Ca. x0,3.
Fig. 6. Metacarpus sin., Kuh, dorsal; SMNS 32148. – Ca. x0,3.
Fig. 7. Metatarsus sin., dorsal; SMNS 32161. – Ca. x0,3.


a
2
b
1
3
4
a
b
5
6
7
32149
a
b

Tafel 7

Bos primigenius BOJANUS

Fig. 1. Astragalus sin., plantar; SMNS 32170. – Ca. x0,5.

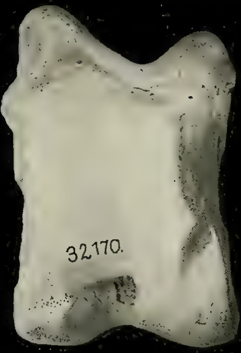
Bison priscus cf. *mediator* HILZHEIMER

Fig. 2. Epistropheus mit Bißspuren, lateral sin.; SMNS 32325. – Ca. x0,5.
Fig. 3. Metacarpus dist. dext. mit Bißspuren, dorsal; SMNS 32334. – Ca. x0,5.
Fig. 4. Metatarsus sin., a. dorsal, b. plantar; SMNS 32343. – Ca. x0,3.
Fig. 5. Astragalus dext., plantar; SMNS 32339. – Ca. x0,5.

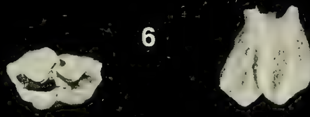
Rupicapra rupicapra (LINNAEUS)

Fig. 6. D^3 dext., a. occlusal, b. labial; SMNS 32517. – Ca. x1.

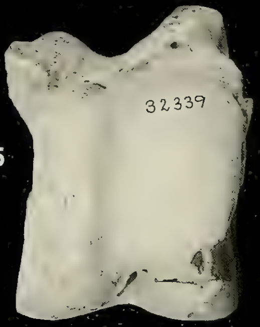
1



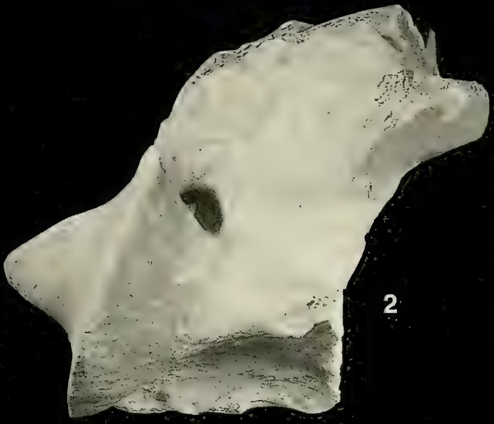
6



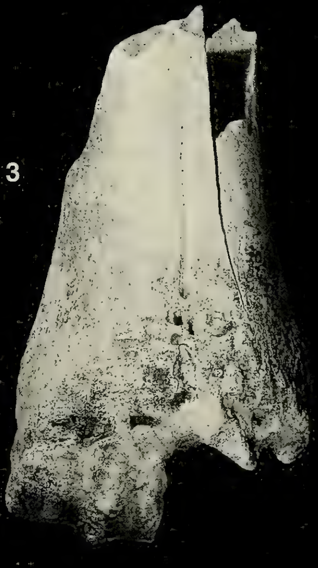
5



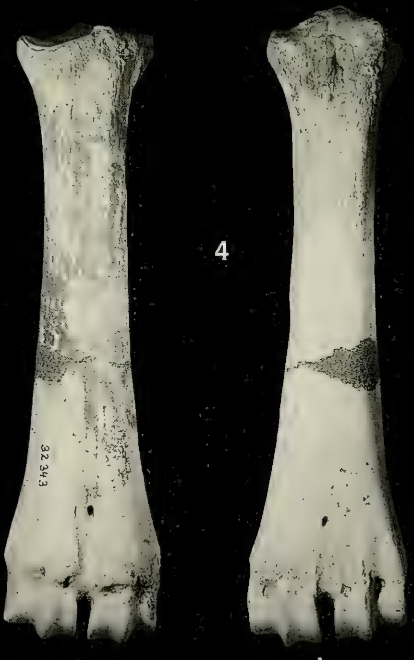
2



3



4



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

QE
1
S937
NH

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 238	17 S., 2 Taf., 1 Abb., 4 Tab.	Stuttgart, 30. 5. 1996

Neubearbeitung der Belemniten aus dem Hettangium von Nürtingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland)

Revision of the belemnites from the Hettangian of Nürtingen (Baden-Württemberg, SW Germany)

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Von Rudolf Schlegelmilch, Aalen

Mit 2 Tafeln, 1 Abbildung und 4 Tabellen

Abstract

Belemnite rostra of the genus *Schwegleria* Riegraf, collected by the late K. Feifel in the Hettangian of Nürtingen, are still considered to be the earliest true belemnites. The revision presented herewith designates type specimens for the three species established by Schwegler, presents new information on the internal structure of the rostra by median sections, yields comparable parameters by new measuring methods and improves the description of the material. Finally the rostra are compared with later species and genera. In this connection the variability of some *Nannobelus acutus* is studied.

Zusammenfassung

Die Belemnitenrostren der Gattung *Schwegleria* Riegraf, einst von K. Feifel im Hettangium von Nürtingen gefunden, gelten noch immer als die ältesten echten Belemniten. Die hier vorgelegte Neubearbeitung bestimmt für die von Schwegler aufgestellten drei Arten Typusexemplare, liefert durch Medianschnitte neue Erkentnisse über den Innenbau der Rostren, gewinnt durch z. T. neuartige Meßmethoden vergleichbare Parameter und verbessert die Beschreibung des Materials, das abschließend mit jüngeren Arten und Gattungen verglichen wird. In diesem Zusammenhang wird auch die Variabilität von *Nannobelus acutus* an einigen Exemplaren untersucht.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Bemerkungen zur Stratigraphie 3
3. Untersuchungsmethoden 3
4. Systematik 4
    Gattung *Schwegleria* 4
    Schwegleria feifeli 4
    Schwegleria praecox 6
    Schwegleria psilonoti 7
    ?*Schwegleria praematura* 8
5. Diskussion 9
6. Literatur 11

1. Einleitung

Im Jahre 1925 übergab der Rechnungsrat Karl Feifel (1873–1959) aus Stuttgart der Württembergischen Naturaliensammlung (heute Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart) eine Sammlung von zehn sehr kleinen Belemniten-Rostren (Berckhemer 1925: XXII). Weitere 20 Exemplare übereignete er dem Institut und Museum für Geologie und Paläontologie in Tübingen. Er hatte alle diese Stücke aus den Psilonoten-Tonen (tieferes Hettangium) von der Westseite des Steinenbergs in Nürtingen durch Schlämmen gewonnen, und sie waren schon zwei Jahre zuvor in der Literatur erwähnt worden (E. Hennig 1923: 156).

Die Feifelschen Rostren sind deshalb von hoher Bedeutung, weil sie weltweit auch heute noch „as the ancestral belemnite stock“ angesehen werden (Doyle 1994: 110; vergl. auch Saks & Nalnjaeva 1970: 175). Die erste Bearbeitung und Publikation erfuhren diese Belemniten durch E. Schwegler 1939, der für sie damals die drei gut unterscheidbaren Arten *feifeli, praecox* und *psilonoti* vorschlug, die er verschiedenen, bereits bestehenden Gattungen zuordnete. In seiner „Revision der schwäbischen Belemniten“ bemerkt Schwegler (1962: 7), daß er damals „den Internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur nicht genau gefolgt (ist), so daß die Aufstellung der drei Arten . . . streng genommen keine Gültigkeit hatte“. Er bestimmt jedoch auch 1962 keine Typusexemplare und beschränkt sich abermals auf die ungenügenden Umrißzeichnungen von 1939. Seinen neu geordneten Beschreibungen ist lediglich die derivatio nominis hinzugefügt.

Die Auffassung, seine Namen hätten nach den IRZN „streng genommen“ keine Gültigkeit, ist unzutreffend. Nach der Fassung von 1985 entsprechen seine Namen den Artikeln 11 und 13a (i) und sind damit gültig; die Designierung von Holotypen ist lediglich eine Empfehlung: Artikel 73a (i).

Die Zusammenfassung der drei Schweglerschen Arten in der Gattung *Schwegleria* durch Riegraf (1980: 141) brachte ebenfalls keine Ergänzungen. So scheint es an der Zeit, neben der Bestimmung von Lectotypen vor allem auch Fotos der repräsentativen Stücke zu veröffentlichen und, unter Berücksichtigung des Gesamtmaterials, die Beschreibungen und Vergleiche zu ergänzen. Darüber hinaus werden Maßtabellen vorgelegt, in denen die Form der Rostren quantitativ erfaßt und zur Grundlage einer Differentialdiagnose gemacht wird. Schnitte geben Aufschluß über den Innenbau der Rostren, an dem Schwegler noch keinerlei Anwachsstreifung erkannt hatte. Vergleiche mit der nächst jüngeren Belemnitenart, *Nannobelus acutus*, wurden durch Vermessung einiger süddeutscher Exemplare und Untersuchung an zwei Schnitten dieser Art, die in der neueren deutschen Literatur bisher nicht eingehender behandelt worden ist, ergänzt.

Für die Aufbewahrungsorte des Originalmaterials werden folgende Abkürzungen benutzt: SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart; GPIT = Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.

Dank

Der Verfasser dankt den Herren Drs. G. Dietl und G. Schweigert vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart sowie Herrn Dr. A. Liebau vom Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, für die Ausleihe des Schweglerschen Originalmaterials. Besonderer Dank gilt Herrn Dr. W. Riegraf, Münster/Westfalen, für wertvolle Diskussionen und ständige Anteilnahme an dieser Arbeit. Der Verfasser dankt außerdem den Herren Drs. G. Bloos und M. Urlichs, beide Stuttgart, für die kritische und nützliche Durch-

sicht des Manuskriptes, sowie Herrn R. Flaig, Unterensingen, für sachdienliche Hinweise. Herrn Werner Raschke, Schwäbisch Gmünd, gebührt besonderer Dank für die Überlassung mehrerer Stücke von *Nannobelus acutus* aus seiner Privatsammlung.

2. Bemerkungen zur Stratigraphie

Angesichts der Einmaligkeit der frühen Belemnitenrostren hat sich Schwegler (1939: 200) persönlich bei dem Finder Feifel über deren Herkunft vergewissert und kam zu dem Schluß, daß die Stücke „sehr wahrscheinlich . . . den untersten 20 cm des dort sehr mächtigen Tonkomplexes entnommen" wurden. Schwegler schließt auf der folgenden Seite daraus: „Es besteht nach allem keinerlei Zweifel, daß diese kleinen Belemniten . . . tatsächlich aus den Psilonotentonen und nicht aus einem höheren Horizont stammen, zumal im Hauptrhätsandsteinbruch der Westseite des Steinenbergs höhere als Psilonotenschichten sicher nie aufgeschlossen waren".

Vom erwähnten Steinbruch gibt es aus jenem Zeitraum, in dem Feifel dort gesammelt hat, zwei Profilangaben in der Literatur. Nach Salfeld (1907: 168) und Ehrat (1920: 42) war über der Psilonotenbank noch 3–4 m bräunlich angewitterter Tonstein aufgeschlossen, von Humus überlagert. Da das Gebiet damals noch nicht baulich erschlossen wurde, kann man ausschließen, daß Feifels Material aus einer höher gelegenen Baugrube stammt. Die Schichtenfolge auf dem Steinenberg kann aufgrund der Topographie auch nicht viel höher gereicht haben, wie dies Schwegler selbst bemerkt (1939: 201).

Die im einstigen Steinbruch am Steinenberg seinerzeit aufgeschlossenen Tone gehören der Liasicus-Zone an, und zwar der Hagenowi-Subzone (Bloos 1994, Abb. 19 und 20). Diese Subzone ist bei Nürtingen im Hangenden der Psilonotenbank etwa 6 m mächtig (Bloos 1976, Profil 99). Die Herkunft der Rostren aus diesem Bereich wird auch von Riegrafs Beobachtung (1980: 141) gestützt; er fand mikroskopisch am Tübinger Material Feifels Glimmerreste, wie sie „in Tonen und Mergeln des mittleren und oberen Lias in dieser Ausbildung nicht vorkommen dürften".

Es bleibt die Frage offen: Warum sind es bis heute noch immer die einzigen Belemnitenrostren aus dem deutschen tieferen Hettangium? Nicht erst Schwegler suchte in den Psilonotentonen ohne Erfolg nach ihnen. Schon Quenstedt erwähnt im „Jura" (1856: 72), daß er „tiefer [als in den Arietenbänken] stets vergeblich darnach gesucht" habe. Er bestätigte dies nochmals im Handbuch der Petrefaktenkunde (1885: 594). Auch G. Bloos mit 25jähriger Erfahrung im süddeutschen Hettangium ist darin noch nie auf Belemniten gestoßen (persönl. Mitt.). Lediglich Th. Engel (1908: 211) erwähnt „*Belemnites* sp." aus dem Angulatensandstein, nicht jedoch aus den Psilonotenschichten. Im Gegensatz zu den Rostren sind aber andere Coleoiden-Fragmente aus diesen Schichten bekannt; darauf wird in Kap. 5 eingegangen.

3. Untersuchungsmethoden

Für einen quantitativen Vergleich verschiedener Belemnitenrostren müssen die Parameter einen gemeinsamen Bezugspunkt aufweisen. Im allgemeinen werden die Maße dazu auf den Protoconch des Phragmokons bzw. die Spitze der Alveole bezogen (vgl. Abb. 1). So werden die Schlankheit des Rostrums durch die relative Höhe H in der Querschnittsebene des Protoconchs und die Querschnittszahl Q, ebenfalls in dieser Ebene gemessen, angegeben. Die Alveole selbst wird hier durch die dorsoventrale Exzentrizität E ihrer Spitzenposition und ihren Öffnungswinkel a ausreichend und vergleichbar definiert.

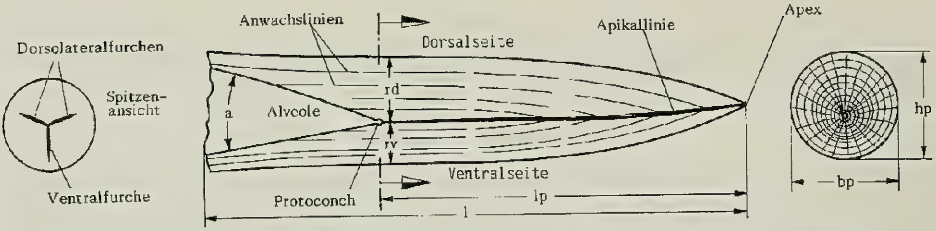


Abb. 1. Definition der Maße und Terminologie der Elemente des Belemnitenrostrums.

Die Gewinnbarkeit dieser Parameter setzt eine Zugänglichkeit der Alveolenspitze voraus, die bei den vorliegenden Rostren dann gegeben war, wenn die Alveole sedimentfrei war. Mit einem Spitzentaster in Form eines modifizierten Stechzirkels wurde die Position der Alveolenspitze in Bezug auf die äußere Oberfläche des Rostrums ermittelt. Die Öffnung des Tasters wurde unter dem Meßmikroskop gemessen. Für die Bestimmung des Alveolarwinkels stand ein Satz von kegelförmigen Lehrdornen zur Verfügung, deren Öffnungswinkel von Grad zu Grad gestuft waren.

Die in den Tabellen an erster Stelle angegebene Gesamtlänge l des Rostrums ist sowohl vom Erhaltungs- als auch vom Alterszustand des Belemniten abhängig und hat nur orientierende Bedeutung. Die weiteren, in den Tabellen angegebenen Parameter sind wie folgt definiert:

$$\text{relative Höhe } H = \frac{hp}{lp} \qquad \text{Querschnitt } Q = \frac{hp}{bp} \qquad \text{Exzentrizität } E = \frac{rd\text{-}rv}{hp} \cdot 100\%$$

4. Systematik

Ordnung Belemnitida Gray 1849
Familie Passaloteuthididae Naef 1922
Unterfamilie Passaloteuthidinae Naef 1922

Gattung *Schwegleria* Riegraf 1980

Typusart: *Nannobelus feifeli* Schwegler 1939.

Alter: „Psilonotentone" (tieferes Hettangium), Zone des *Alsatites liasicus*.

Diagnose. – Sehr kleine, kegel- bis pfahlförmige Rostren mit bis zu drei Spitzenfurchen, die auch ganz fehlen können, und scharfer bis schwach abgestumpfter Spitze (weitere Beschreibung und Diskussion in Kap. 5).

Schwegleria feifeli (Schwegler)

Taf. 1, Fig. 1–3

*1939 *Nannobelus feifeli* n. sp. – Schwegler, S. 202, Fig. 1.
1962 *Belemnites feifeli*. – Schwegler, S. 7, Abb. 5.
1970 *Belemnites feifeli* Schwegler 1939. – Saks & Nalnjaeva, S. 175.
1980 *Schwegleria feifeli* (Schwegler 1939). – Riegraf, S. 142.
1995 *Schwegleria feifeli* (Schwegler 1939). – Riegraf, S. 41.

Lectotypus: Das Exemplar im GPIT Nr. 1785/1, wird hiermit zum Lectotypus bestimmt (Taf. 1, Fig. 1). Es entspricht mit ausreichender Sicherheit den Zeichnungen Fig. 1 in Schwegler 1939 und Abb. 5 in Schwegler 1962 (bestätigt durch Riegraf 1980). Außerdem ermöglicht es eine eindeutige Vermessung des Rostrums, da seine Alveole bis zur Spitze zugänglich ist.

Locus typicus: Westseite des Steinenbergs in Nürtingen (Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Untere „Psilonotentone" (Liasicus-Zone, tieferes Hettangium).

Material: Lectotypus (s. oben); Paralectotypus 1, Orig. zu SCHWEGLER 1939: 202 („das größte Stück"), SMNS Nr. 15088; Paralectotypus 2, längsgeschnitten, Seitenbeleg zu SCHWEGLER 1939: 203, GPIT Nr. 1785/2; Paralectotypus 3, vom Verfasser dorsoventral längsgeschnitten, GPIT Nr. 1785/3; 5 kleinere, als *feifeli* etikettierte, aber nicht eindeutig zur Art gehörende Rostren mit Alveole aus dem SCHWEGLERschen Originalmaterial, SMNS Nr. 15088/2; 9 als *feifeli* etikettierte Bruchstücke aus dem SCHWEGLERschen Originalmaterial, GPIT Nr. 1785/4.

Diagnose. – Kleine Rostren von der Form eines gestuften (bauchigen) Kegels mit deutlicher bis fehlender (?), kurzer ventraler Spitzenfurche und relativ weitwinkliger, dem Venter exzentrisch genäherter Alveole. Das Innere zeigt deutlich einige Anwachslinien.

Beschreibung. – Die Bemerkung SCHWEGLERS, daß das Rostrum im Alter eine Streckung erfahre, wodurch jugendliche Exemplare plumper wirken, kann bestätigt werden. Infolge der Streckung hat das größte Stück, Paralectotypus 1, den kleinsten H-Wert (Tab. 1), der schon dem Durchschnittswert der schlankeren *Schwegleria psilonoti* nahekommt. SCHWEGLERS Beobachtung, daß die Spitze „höchstens mit Andeutungen von dorsolateralen Furchungselementen versehen" sei, ist unzutreffend; dorsolaterale Furchen fehlen völlig. Der Lectotypus besitzt eine kurze, schwache, aber doch deutliche Ventralfurche, die 3 mm vor dem Apex endet. Am Paralectotypus 1 sind dagegen Furchen nicht einmal angedeutet. Ein weiterer Unterschied zwischen dem Lectotypus und Paralectotypus 1 besteht darin, daß ersterer schwach vertikal komprimiert ist ($Q<1$), wogegen letzterer eine laterale Kompression zeigt. Es ist also nicht auszuschließen, daß der Paralectotypus 1 vielleicht eine Unterart repräsentiert (Übergangsform zu *Schwegleria psilonoti*?).

Das längsgeschnittene Rostrum SCHWEGLERS, Paralectotypus 2, ist weder exakt axial geschnitten, noch ist die Orientierung der Schnittebene bekannt. Nach der zentrischen Lage seiner Alveole zu urteilen, ist es ein Horizontalschnitt. Er erlaubt keine Bestimmung des Alveolarwinkels a und der Exzentrizität E. Unter dem Mikroskop sind weder die Apikallinie, noch die radiale Kristallstruktur, noch Anwachslinien auch nur angedeutet. Dies veranlaßte SCHWEGLER zu der Aussage, daß das Rostrum „nur aus einer prismatisch gebauten Kalkspatlage aufgebaut zu sein scheint". Auch diese Beobachtung SCHWEGLERS bedarf einer Korrektur.

Der Paralectotypus 3 zeigt ebenfalls eine sehr schwache Ventralfurche. Das Stück wurde vom Verfasser in Acrylharz eingebettet und bis zu seiner dorsoventralen Medianebene abgeschliffen und poliert (Taf. 1, Fig. 3). Unter dem Mikroskop erkennt man an diesem Schnitt nun, zwar schwach aber deutlich, drei äquidistante Anwachslinien, und zwar die innerste durchgehend, die beiden anderen mit Unterbrechungen. Leider gelang es nicht, diese Linien auf dem Photo hervortreten zu lassen. Die innerste Anwachslinie zeigt eine ausgeprägte ventrale Bauchung, wogegen sie dorsal deutlich schwächer gekrümmt ist. Somit lassen Jugendexemplare von *Schwegleria feifeli* eine entsprechende Asymmetrie in der Profillinie (im Gegensatz zu SCHWEGLERS Aussage 1962: 7) erwarten. Eine Apikallinie ist an dem neuen Schnitt, in Übereinstimmung mit Paralectotypus 2, nicht sichtbar. Die stark exzentrische Alveole ist mit mikrokristallinem Sediment gefüllt, so daß sie keine Aussagen über den

Bau des Phragmokons erlaubt. Ihre Exzentrizität nimmt im Wachstumsverlauf ab, wie es Anwachslinien und Meßwerte zeigen.

Der Alveolarwinkel des Lectotypus konnte mit Lehrdornen zu 32,5° ermittelt werden. Paralectotypus 3 ergibt unter dem Meßmikroskop nur einen Winkel von 30°. Die Meßwerte von E und a am Paralectotypus 1 sind wegen der Unzugänglichkeit seiner Alveole unsicher und deshalb in Tab. 1 in Klammern aufgeführt. Der Alveolarwinkel und die Position der Alveolenspitze konnten in diesem Fall nur mittels Tangenten an den freiliegenden Enden der Alveolenfüllung ermittelt werden. Dennoch lassen die Werte auch hier ein außergewöhnliches Verhalten dieses Rostrums erkennen.

Tab. 1. Meßergebnisse an *Schwegleria feifeli* (Erläuterungen in Kap. 3)

	Gesamtlänge l	Länge lp	relative Höhe H	Querschnitt Q	Exzentrizität E	Alveolarwinkel a
Lectotypus*)	16,6	10,6	0,40	0,96	9,4%	32,5°
Paralectotypus 1*)	23,5	(16)	0,31	1,09	(26%)	(25°)
Paralectotypus 3	7,9	4,1	0,58		25%	30°

*) Beim Lectotypus ist die fehlende Spitze mit 1,2 mm, beim Paralectotypus 1 mit 1,5 mm in den Meßwerten enthalten.

Schwegleria praecox (Schwegler)

Taf. 1, Fig. 4 und 5

*1939 *Nannobelus praecox* n. sp. – Schwegler, S. 203, Fig. 2.
1962 *Belemnites praecox*. – Schwegler, S. 8, Abb. 6.
1980 *Schwegleria praecox* (Schwegler 1939). – Riegraf, S. 142.
1995 *Schwegleria praecox* (Schwegler 1939). – Riegraf, S. 41.

Lectotypus: Das Exemplar im GPIT Nr. 1785/5 wird hiermit zum Lectotypus bestimmt (Taf. 1, Fig. 4). Obwohl von Schwegler nicht abgebildet, wird es bei der Auswahl bevorzugt, da es im Gegensatz zum abgebildeten eine Alveole besitzt. (Schwegler 1939: 203), die auch der Messung zugänglich ist.

Locus typicus: Westseite des Steinenbergs in Nürtingen (Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Untere „Psilonotentone“ (Liasicus-Zone, tieferes Hettangium).

Material: Lectotypus (s. oben); Paralectotypus, Orig. zu den Zeichnungen in Schwegler 1939, Fig. 2 und 1962, Abb. 6, ohne Alveole, SMNS Nr. 29664.

Diagnose. – Kleinwüchsige, schlanke, fast ideal kegelförmige Rostren mit zwei schwachen bis kräftig breiten Dorsolateralfurchen im apikalen Bereich und einer kurz vor dem spitzen Apex endenden, schwächeren und scharfen Ventralfurche.

Beschreibung. – Die beiden Rostren zeigen – anders als bei *Schwegleria feifeli* – in Form und Spitzenfurchung große Ähnlichkeit. Beim Lectotypus sind die dorsolateralen Spitzenfurchen etwa 7 mm lang und profilieren den Apikalbereich bis zur Spitze. Der wesentlich größere Paralectotypus, für dessen Länge lp nur ein Mindestwert angegeben werden kann, zeigt längere und etwas schwächere Spitzenfurchen. Seine Spitze ist etwas ventralwärts gebogen. Der Querschnitt ist meist hochoval.

Von der Alveole des Lectotypus sind die innersten 4 mm erhalten und durch Verlust ihrer Sedimentfüllung meßbar. Durch den relativ kurzen Kegel ist jedoch der Winkel a hier nur annähernd anzugeben.

Aufgrund der wenigen Stücke, die von dieser Art existieren, kann lediglich für das Typusexemplar eine vollständige Meßreihe vorgelegt werden. Mit Lehrdornen vermessen, ergibt sich auch bei *praecox* ein relativ großer Alveolarwinkel von etwa 33°. Er unterscheidet sich damit kaum von dem des Lectotypus von *Schwegleria feifeli.* Das einzige vergleichbare Maß der beiden Exemplare von *praecox* ist der Querschnitt Q, der beim Paralectotypus allerdings hinter dem Protoconch gemessen werden mußte. Da aber dem Stück bis zum Protoconch nur wenig zu fehlen scheint, dürfte der Meßfehler unerheblich sein. Dies trifft auch für die relative Höhe zu, da bei der vorliegenden Kegelform das Verhältnis von hp zu lp nahezu konstant ist.

Leider stand kein weiteres Exemplar für die Anfertigung eines Schnittes zur Verfügung, so daß über die innere Struktur der Rostren von *praecox* keine Aussage möglich ist. Dennoch bemerkt SCHWEGLER (1939: 204), daß die „Exzentrizität der Apikallinie und der Alveole . . . noch stärker ausgeprägt (ist), als bei *feifeli*". Später (1962: 9) schreibt er abschwächend: „Auch bei *praecox* ist Alveole und Apikallinie schon deutlich exzentrisch." Der an den Typusexemplaren beider Arten gemessene E-Wert bestätigt SCHWEGLERS erste Vermutung. Eine Apikallinie ließ sich jedoch nicht beobachten.

Tab. 2. Meßergebnisse an *Schwegleria praecox* (Erläuterungen in Kap. 3).

	Gesamtlänge l	Länge lp	relative Höhe H	Querschnitt Q	Exzentrizität E	Alveolarwinkel a
Lectotypus[1]	13,7	9,7	0,38	1,09	13%	(33°)
Paralectotypus	18,5	>18,5	0,27[2]	1,00[2]		

[1] Fehlende Spitze mit geschätzter Länge 1,4 mm in den Werten enthalten.

[2] Am vorderen Ende des Rostrums gemessen.

Schwegleria psilonoti (SCHWEGLER)

Taf. 1, Fig. 6 und 7

*1939 *Holcoteuthis* (?) *psilonoti* n. sp. – SCHWEGLER, S. 204, Fig. 3.
1962 *Belemnites psilonoti.* – SCHWEGLER, S. 9, Abb. 7.
1980 *Schwegleria psilonoti* (SCHWEGLER 1939). – RIEGRAF, S. 142.
1995 *Schwegleria psilonoti* (SCHWEGLER 1939). – RIEGRAF, S. 41.

Holotypus: Das Orig. zu SCHWEGLERS Zeichnung (1939, Fig. 3; 1962, Abb. 7), GPIT Nr. 1785/6, ist Holotypus durch Monotypie. SCHWEGLER erwähnt oder hinterließ keine weiteren von ihm als *psilonoti* bestimmten oder bezeichneten Stücke.

Locus typicus: Westseite des Steinenbergs in Nürtingen (Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Untere „Psilonotentone" (Liasicus-Zone, tieferes Hettangium).

Material: Neben dem Holotypus (s. oben) bestimmte der Verfasser aus dem SCHWEGLERschen Originalmaterial ein weiteres, kleineres Stück als zur Art gehörig: GPIT Nr. 1785/7.

Diagnose. – Kleinwüchsige, pfahlförmige (paxillosenartige) Rostren mit teilweise schwach angedeuteten dorsolateralen Spitzenfurchen, kreisförmigem Querschnitt und exzentrischer Alveole.

Beschreibung. – Obwohl der Holotypus nur aus einem Bruchstück ohne Alveole besteht, ist die Art ausreichend begründet und läßt sich von den vorstehend beschriebenen eindeutig unterscheiden. Die Alveole (bei GPIT Nr. 1785/7 mit ihrer Spitze erhalten) nimmt – im Gegensatz zu *Schwegleria feifeli* – nur den vordersten Teil des schlanken Rostrums ein. Die Bauchung der paxillosenhaften Pfahlform ist zwar ebenso wie bei *feifeli* auf den apikalen Bereich beschränkt, ist aber weniger stufig ausgebildet.

Der Holotypus scheint keine Spitzenfurchen zu besitzen, soweit dies auf der durch Kalkabscheidungen leicht verkrusteten Oberfläche erkennbar ist. Bei GPIT Nr. 1785/7 sind dorsolaterale Spitzenfurchen schwach angedeutet. Seine sedimentfreie Alveole ist nur mit einer Tiefe von ca. 1 mm erhalten, was für die genaue Messung des Alveolarwinkels unzureichend ist. Ihre Exzentrizität konnte dagegen gemessen werden. Auch am Holotypus wurde sie durch Anpolieren der Bruchfläche annähernd meßbar. Die Werte liegen zwischen denen der Typen vorstehender Arten. Der Apex beider Stücke ist leicht abgestumpft; sein Rundungsradius beträgt ca. 0,3 mm.

Tab. 3. Meßergebnisse an *Schwegleria psilonoti* (Erläuterungen in Kap. 3).

	Gesamtlänge l	Länge lp	relative Höhe H	Querschnitt Q	Exzentrizität E	Alveolarwinkel a
Holotypus	16,2	>16,2	0,23*)	1,01*)	12%	–
GPIT Nr. 1785/7	10,8	9,6	0,33	0,98	10%	(26–34°)

*) An der polierten Bruchfläche gemessen.

?*Schwegleria praematura* (Tate 1869)

Taf. 1, Fig. 8

*1869	*Belemnites praematurus*, mihi. – Tate, S. 166, 1 Abbildung ohne Nr.
1925	*Belemnites praematurus* (Tate). – Lissajous, S. 123.
1939	*Belemnites praematurus* (Tate). – Schwegler, S. 202.
1995	?*Schwegleria praematura* (Tate). – Riegraf, S. 41.

Locus typicus: Halbinsel Magee in NO-Irland.

Stratum typicum: Gemäß Tate Angulata-Zone (Ober-Hettangium); gemäß Lissajous Planorbis-Zone (Unter-Hettangium).

Diagnose. –Kleinwüchsige, ausgeprägt subhastate Art mit apikalen Lateralfurchen, die sich bis zur Mitte des Rostrums erstrecken.

Beschreibung. – „The oldest British belemnite" wird hier lediglich aus Vollständigkeitsgründen aufgeführt. Es ist wohl das einzige Rostrum aus dem Hettangium, das – außer den Feifelschen Funden – bisher eingehend beschrieben und abgebildet worden ist. Die Abbildung Tates zeigt eine Gesamtlänge von 14 mm. Weitere Stücke werden von Tate nicht erwähnt. Das Rostrum besitzt einen Phragmokon von hochelliptischem Querschnitt. Tate betrachtet es als Jugendexemplar.

Die Art wird mit Vorbehalt in die Gattung *Schwegleria* aufgenommen. Auch Schwegler (1939: 206) erwähnt ein „sehr kleines Bruchstück mit Alveolenteil . . ., in dem man . . . das Oberende eines *Rhopalobelus clavatus* Schl. zu erkennen glaubt". Dieser Fund eines hastaten Rostrums könnte als Nachweis einer zumindest *praematura* nahestehenden Form in Süddeutschland gedeutet werden. Leider konnte das Stück im Schweglerschen Originalmaterial nicht identifiziert werden.

5. Diskussion

Gattungszugehörigkeit

Die von Schwegler für die Feifelschen Belemnitenrostren aufgestellten Arten *feifeli* und *praecox* wurden von ihm zunächst in die Gattung *Nannobelus* Pavlow 1914 gestellt, deren Typusart, *Belemnites acutus* Miller 1826, bis dahin die ältesten jurassischen Belemniten umfaßte. Schwegler schrieb 1939: „Die Auffassung, daß *Nannobelus feifeli* ein unmittelbarer Vorläufer von *N. acutus* ist, drängt sich . . . sofort auf". Später (1962: 8) bekräftigte er diese Ansicht, die noch verständlich erscheint. Schwerer nachzuvollziehen ist dagegen Schweglers Unterbringung der mit drei kräftigen Spitzenfurchen versehenen Art *praecox* in der furchenlosen Gattung *Nannobelus*, die er auch nur mit dem Dafürsprechen „gewisser morphologischer Züge und der stratigraphischen Stellung" begründet.

Es lag nahe, daß Schwegler 1939 seine „paxillosenartige" Art *psilonoti* in die Gattung *Holcoteuthis* Stolley 1919 einbezog, die ein jüngeres Synonym von *Passaloteuthis* Lissajous 1915 ist. Nun setzt jedoch die lediglich Dorsolateralfurchen tragende Gattung *Passaloteuthis* erst im Unter-Pliensbachium ein, was die Einbeziehung von *psilonoti* aufgrund der großen stratigraphischen Lücke fragwürdig macht.

Im Jahre 1980 stellte Riegraf für die Feifelschen Rostren die Gattung *Schwegleria* auf (Diagnose s. Kap. 4), wobei er sich ihres heterogenen Charakters und der Schwierigkeit ihrer Abgrenzung gegen andere Gattungen voll bewußt war. So ist seiner Ansicht nach „der einzige Unterschied . . . das stratigraphische Vorkommen". Somit kann *Schwegleria* nur als vorläufige Sammelgattung betrachtet werden, die den „ältesten echten Belemniten" einen eigenen Platz in der Systematik zuweist. Durch die (fragliche) Einbeziehung von *Belemnites praematurus* Tate wird die Heterogenität von *Schwegleria* noch beträchtlich erhöht.

Vergleiche

Vor der Kenntnis der Feifelschen Rostren galt in Deutschland *Nannobelus acutus* Miller 1826 als die älteste Belemnitenart. Quenstedt, der ihn als *brevis primus* 1848 erstmals erwähnt, schreibt über sein Vorkommen (1885: 594), daß er „bei uns doch zuerst in der Oberregion des Lias alpha sparsam mit gekielten Arieten auftritt, namentlich in der Pentacrinitenbank". Auch Oppel (1856: 192) fand ihn in Schwaben „unmittelbar über *Amm. Bucklandi*" beginnend. *N. acutus* hat kurzscheidige, furchenlose Rostren, deren Formenvielfalt Quenstedt (1885: 595) treffend als „dick und dünn, pyramidal und bauchig" charakterisierte. Da die Art im neueren Schrifttum nur anhand türkischer Funde aus der Jamesoni-Zone (Doyle & Mariotti 1991: 357) eingehender beschrieben wird, hat der Verfasser insbesondere die Variationsbreite und den Innenbau von *N. acutus* durch eigene Bearbeitung süddeutschen Materials untersucht. Hierzu hat freundlicherweise Herr Werner Raschke, Schwäbisch Gmünd, eine Reihe von Rostren zur Verfügung gestellt, die alle aus dem Arietenkalk (Unter-Sinemurium) der Schwäbischen Ostalb stammen. Einige davon sind auf Taf. 2 wiedergegeben und zeigen die morphologische Variabilität des Rostrums. Da sie keine Spitzenfurchen tragen und das alveolare Ende meist verdrückt oder verkrustet ist, mußte die Dorsalseite mittels der dort stärkeren Bauchung (Quenstedt 1848: 396; Taf. 23, Fig. 17d) identifiziert werden.

Die ideale Kegelform, wie sie in der Zeichnung des Holotypus zu *acutus* in Miller 1826 (Original verschollen) dargestellt ist, besitzt keines der auf Taf. 2 abgebildeten Exemplare. Doch entspricht ihm Fig. 1 recht gut. Alle anderen zeigen mehr oder weniger gebauchte Kegel. Die am stärksten gebauchte Kegelform hat das Exemplar in Fig. 5, womit es den Holotypus von *Schwegleria feifeli* noch übertrifft. Um eine Gegenüberstellung bei gleicher Größe durchführen zu können, wurden drei Stücke längsgeschnitten. Leider wurde das am stärksten gebauchte Exemplar SMNS 62743 (Fig. 5) beim Schneiden zerstört, so daß nur die beiden Vertikalschnitte von SMNS 62741 und 62742 zur Auswertung vorliegen, deren Anwachslinien Auskunft über die Umrisse der Jugendstadien geben. Dabei zeigt sich (Taf. 2, Fig. 6), daß die Alveole von SMNS 62742 merkwürdig in ventraler Richtung abgebogen ist, wie es sonst bei anderen Arten in dieser Intensität nicht beobachtet wird. Hierdurch kann eine außergewöhnlich starke (pathologische?) Exzentrizität des Protoconchs bedingt sein. Dennoch zeigen die großen Unterschiede der E-Werte der beiden Schnitte, ebenso wie bei *Schwegleria feifeli* (Tab. 1), daß dieser Parameter von geringer systematischer Bedeutung ist.

An den Anwachslinien der beiden *acutus*-Schnitte erkennt man eine auffallende Konstanz der Kegelform, wie dies auch die H-Werte in Tab. 4 bestätigen. Damit ergibt sich ein erster Unterschied zu *Schw. feifeli,* die ja eine ausgeprägte Altersstreckung aufweist. Exakte Übereinstimmung zeigen die *acutus*-Schnitte in den Öffnungswinkeln ihrer Alveolen, die beide 24° betragen und damit einen zweiten Gegensatz zu *feifeli* (um 31°) darstellen. Die unterschiedlichen Winkel zwischen dem Holotypus von *feifeli* und dem Jugendstadium von *N. acutus* SMNS 62741 (dritte Maßzeile in Tab. 4) sind dann das einzige voneinander abweichende Merkmal dieser beiden etwa gleich großen Meßobjekte. Die Werte von H und E stimmen fast exakt überein; der Querschnitt Q schwankt unerheblich.

Die Schlankheit des Paralectotypus 1 von *feifeli* paßt mit ihrem kleinen H-Wert zu keinem der *acutus*-Stücke. Dies gilt ebenso für *Schwegleria psilonoti*, welche Art in der äußeren Form und ihren nur angedeuteten Spitzenfurchen zwar zu *acutus* gehören könnte, sich aber – ebenso wie von *feifeli* – durch eine weniger tief eindringende Alveole davon abhebt. Auch der Alveolarwinkel scheint deutlich über dem von *acutus* zu liegen. So sind also bei den drei Arten gewisse Überschneidungen des Merkmalsgefüges durchaus vorhanden; zu einer artlichen Vereinigung reichen sie jedoch nicht aus. So kristallisiert sich die Annahme heraus, daß *Nannobelus acutus*

Tab. 4. Meßergebnisse an *Nannobelus acutus* (Erläuterungen der Parameter in Kap. 3, der gemessenen Exemplare in den Erläuterungen zu Taf. 2)

Exemplar SMNS Nr.	Taf. 2	Gesamtlänge l	Länge lp	relative Höhe H	Querschnitt Q	Exzentrizität E	Alveolarwinkel a
62740	Fig. 2	28	(11)	0,49	1,11	–	–
62741	Fig. 3, 7	39*)	20*)	0,40	1,02	8%	24°
			13,6	0,40	–	9%	24°
62739	Fig. 1	43	(16)	0,42	1,06	–	–
62743	Fig. 5	35	11	0,7	–	–	–
62742	Fig. 4, 6	35	16	0,48	1,17	25%	24°
			9,4	0,49	–	–	24°

*) Fehlende Spitze mit 4 mm in den Meßwerten enthalten.

eher dem Verzweigungspunkt von *Schwegleria feifeli* und *psilonoti* entstammt und der Paralectotypus 1 von *feifeli* vielleicht eine in diese Richtung weisende Übergangsform ist.

Schwegleria praecox besitzt nun – im Gegensatz zu *feifeli* und *psilonoti* – eine ausgeprägte trisulcate Spitzenfurchung. Besonders die Ventralfurche (Fig. 4v und 5v auf Taf. 1) gibt hier Rätsel auf, erscheint sie doch normalerweise erst bei *Acrocoelites* im Domerium von Frankreich (Doyle 1994: 111). Die stratigraphische Lücke würde also einen stammesgeschichtlichen Zusammenhang nahezu ausschließen, zumal die süddeutschen Arten erst im Unter-Toarcium auftreten und die kurzscheidigen unter ihnen, in der Untergattung *Odontobelus* Naef zusammengefaßt, sogar erst im oberen Unter-Toarcium (Riegraf 1980: 150; Riegraf, Werner & Lörcher 1984: 167). So wäre *Acrocoelites* (*Odontobelus*) *pyramidalis* (Münster in Zieten) die älteste mit *Schwegleria praecox* vergleichbare Form. An dem in der Bayerischen Staatssammlung noch vorhandenen Holotypus von *A. pyramidalis* hat der Verfasser jüngst die Werte l = 55, H = 0,37 (lp geschätzt) und Q = 1,05 messen können, die ebenso wie die Furchung des Apex mit denen von *praecox* gut übereinstimmen. Der stratigraphische Abstand zwischen *praecox* und *pyramidalis* umfaßt jedoch nicht weniger als 14 Ammoniten-Zonen. Dies erübrigt jeden weiteren Vergleich.

So muß man wohl die Ventralfurche bei *Schwegleria* als vorübergehende Erscheinung deuten, mit Schweglers Worten: „Wir begegnen der Bauch-Spitzenfurche, ehe diese zum endgültigen Besitz einer sich dann rasch entfaltenden neuen Hauptgruppe der Jurabelemniten wird . . ., mehrfach schon vorzeitig." *Schwegleria praecox* scheint somit eher einen vorübergehenden Seitenzweig der frühesten Belemnitenentwicklung zu repräsentieren. Gleiches gilt wohl dann auch für ?*Schwegleria praematura* Tate, solange nichts dagegen spricht, diesen Einzelfund ernstzunehmen. Seine subhastate Form tritt auch erst wieder im Unter-Pliensbachium auf, dann jedoch furchenlos.

Neben den Feifelschen Belemnitenrostren aus dem tieferen Hettangium von Nürtingen sind in der Literatur weitere Funde so früher Rostren nur äußerst selten erwähnt. Sie beschränken sich stets auf fragwürdige Einzelstücke. Etwas häufiger sind Berichte über Phragmokone, die aber nicht immer belemnitischer Herkunft sind. Zu weniger seltenen Funden gehören auch Belemnitenfanghaken. So fand Riegraf (1996, im Druck) in jüngster Zeit in einer bituminösen Schicht an der Basis der Psilonotenbank von Tübingen-Bebenhausen kleine Fanghäkchen, die er genauer untersuchte. Es spricht einiges dafür, daß sie den Feifelschen Rostren zugeordnet werden können. Bezüglich einer umfassenden Zusammenstellung aller bisher publizierten Funde früher liasischer Coleoiden-Fragmente eventueller belemnitischer Herkunft kann hier ebenfalls auf die Riegrafsche Arbeit verwiesen werden.

6. Literatur

Berckhemer, F. (1925): Bericht der Württembergischen Naturaliensammlung in Stuttgart. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **81**: XXII; Stuttgart.

Bloos, G. (1976): Untersuchungen über Bau und Entstehung der feinkörnigen Sandsteine des Schwarzen Jura alpha (Hettangium und tiefstes Sinemurium) im schwäbischen Sedimentationsbereich. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, n. F., **71**: 1–269, 60 + IX Abb., 27 Taf.; Stuttgart.

– (1994): Frühe Arietitidae (Ammonoidea) aus dem Hettangium (Angulata-Zone, Unt. Lias) von Württemberg (SW-Deutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **219**, 67 S., 4 Taf., 39 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Doyle, P. (1994): Aspects of the distribution of early Jurassic belemnites. – *In*: Proc. 3rd Pergola internat. Symposium. – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 109–120, 8 Abb.; Rom.

Doyle, P. & Mariotti, N. (1991): Jurassic and Lower Cretaceous belemnites from Northwestern Anatolia (Turkey). – Geologica Romana (n. S.), **27**: 347–379, 4 Abb., 4 Taf.; Rom.

Ehrat, H. (1920): Die Rhätformation und Rhät-Liasgrenze in Schwaben. – Diss. Univ. Tübingen, 84 S., mehrere Abb. u. Tab.; Tübingen.

Engel, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl., 645 S., 270 Abb., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Hennig, E. (1923): Geologie von Württemberg nebst Hohenzollern. – *In*: Handbuch der Geologie und Bodenschätze Deutschlands. II. Abt., 1. Bd., VI + 383 S., 61 Abb., 9 Taf.; Berlin (Borntraeger).

Lissajous, M. (1925): Répertoire alphabétique des Bélemnites Jurassiques, précédé d'un essai de classification. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, VIII, Mém. 7: 1–173, 23 Abb., 1 Tab.; Lyon.

Miller, J. S. (1826): Observations on belemnites. – Trans. geol. Soc. London, (2), **2**: 45–62, Taf. 7–9; London.

Oppel, A. (1856–1858): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. 858 S., 1 Karte; Stuttgart (Ebner & Seubert).

Quenstedt, F. A. (1845–1849): Petrefaktenkunde Deutschlands. 1. Abt., **1**. Die Cephalopoden. 580 S., 36 Taf.; Tübingen (F. Fues).

– (1856): Der Jura. Liefg. 1, 1–208, Taf. 1–24; Tübingen (Laupp).

– (1882–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., 1239 S., 443 Abb., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

Riegraf, W. (1980): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 7. – Palaeontographica, A, **169**: 128–206, Abb. 130–187, Taf. 1–4; Stuttgart.

– (1995): Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea) [unter Mitarbeit von A. Weiss & P. Doyle]. – *In*: Westphal, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus I, Animalia. Pars 133, 411 S.; Amsterdam & New York (Kugler).

– (1996): Belemniten-Fanghäkchen (Cephalopoda, Coleoidea) aus der Psilonotenbank (Unterer Jura, tiefstes Hettangium) von SW-Deutschland und Vergleich mit bisherigen Coleoideenfunden aus Obertrias und Unterjura. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **239**. – [Im Druck]

Riegraf, W., Werner, G. & Lörcher, F. (1984): Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarcium. 195 S., 12 Taf., 50 Abb.; Stuttgart (Enke).

Saks, V. N. & Nalnjaeva, T. I. (1970): Lower and Middle Jurassic belemnites from the Northern USSR. Nannobelinae, Passaloteuthinae and Hastitidae. – Trudy Inst. Geol. Geofiz. Sibirsk. Otdel. Akad. Nauk SSSR, **110**: 1–228, 22 Taf., 62 Abb., 48 Tab.; Leningrad. – [Russisch]

Salfeld, H. (1907): Fossile Landpflanzen der Rhät- und Juraformation Südwestdeutschlands. – Palaeontographica, **54**: 163–204, Taf. 14–22; Stuttgart.

Schwegler, E. (1939): Belemniten aus den Psilonotentonen Schwabens. – Cbl. Miner., Geol., Paläont., B, **1939**: 200–208, 3 Abb.; Stuttgart.

– (1962): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 2. – Palaeontographica, A, **118**: 1–22, 12 Abb.; Stuttgart.

Tate, R. (1869): On the oldest British belemnite. – Geol. Mag., (1), **6**: 166–167, 1 Abb.; London.

Urlichs, M. (1977): The Lower Jurassic in Southwestern Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **24**, 41 S., 6 Taf., 11 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:
Dr. R. Schlegelmilch, Hermelin-Str. 36/6, D-73434 Aalen.

Tafel 1

Fig. 1. *Schwegleria feifeli* (Schwegler). Lectotypus; Original zu Schwegler 1939, Abb. 1 („*Nannobelus feifeli*“). GPIT Inv.-Nr. 1785/1.

Fig. 2. *Schwegleria* cf. *feifeli* (Schwegler). Paralectotypus 1; Original zu Schwegler 1939, S. 202 („*Nannobelus feifeli*, das größte Stück ...“). SMNS Inv.-Nr. 15088.

Fig. 3. *Schwegleria feifeli* (Schwegler). Paralectotypus 3; Original aus dem mit „*feifeli*“ etikettierten Material Schweglers, vom Verfasser dorsoventral geschnitten. GPIT Inv.-Nr. 1785/3.

Fig. 4. *Schwegleria praecox* (Schwegler). Lectotypus; Original zu Schwegler 1939, S. 203 („*Nannobelus praecox*, junges Rostrum mit Alveole“). GPIT Inv.-Nr. 1785/5.

Fig. 5. *Schwegleria praecox* (Schwegler). Paralectotypus; Original zu Schwegler 1939, Abb. 2 („*Nannobelus praecox*“). SMNS Inv.-Nr. 29664.

Fig. 6. *Schwegleria psilonoti* (Schwegler). Exemplar aus dem Schweglerschen Originalmaterial, vom Verfasser bestimmt. GPIT Inv.-Nr. 1785/7.

Fig. 7. *Schwegleria psilonoti* (Schwegler). Holotypus; Original zu Schwegler 1939, Abb. 3 („*Holcoteuthis* (?) *psilonoti*“). GPIT Inv.-Nr. 1785/6.

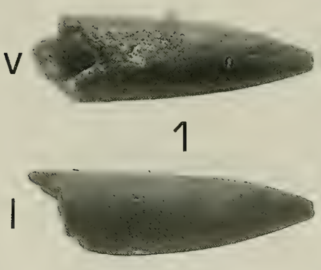
Fig. 8. ?*Schwegleria praematura* (Tate). Holotypus; Reproduktion der Abbildung in Tate 1869.

Alle Stücke, mit Ausnahme von Fig. 8, stammen aus den „Psilonotentonen“ (Liasicus-Zone, tieferes Hettangium) des Steinenbergs in Nürtingen, Baden-Württemberg).

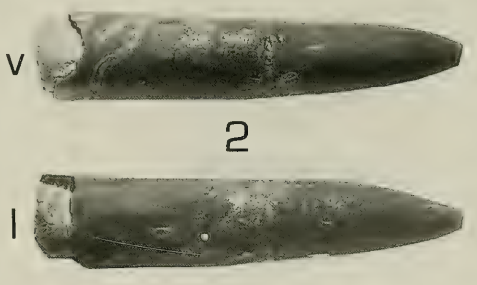
Alle Abbildungen sind 2,5-fach vergrößert.

Es bedeuten:		
	v	Ventralansicht
	l	Lateralansicht
	d	Dorsalansicht
	b	Bruchfläche

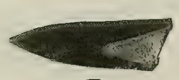
In allen Lateralansichten ist die Ventralseite unten, auch bei den Querschnitten der Figuren 6 und 7.



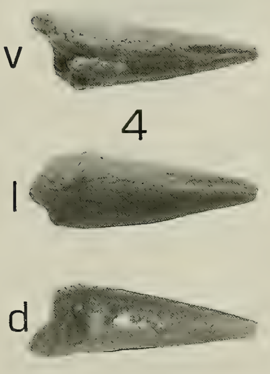
1



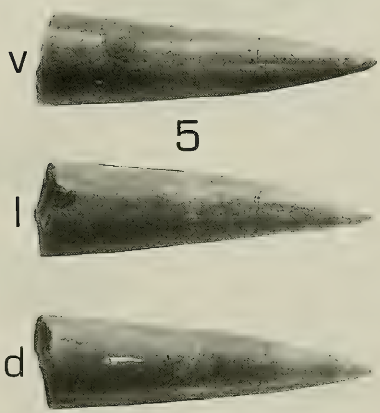
2



3

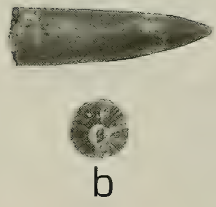


4

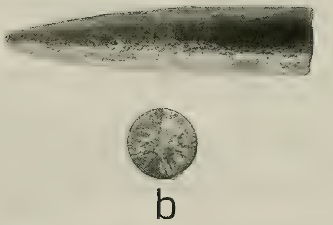


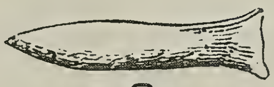
5

6



7





8

Tafel 2

Nannobelus acutus (Miller)

Fig. 1. Adultes Exemplar von fast idealer Kegelform, im alveolaren Bereich leicht verdrückt (lateral komprimiert), Rechberghausen bei Göppingen. SMNS Inv.-Nr. 62739. – x1.

Fig. 2. Juveniles Exemplar von schwach gebauchter Kegelform, Rechberghausen bei Göppingen. SMNS Inv.-Nr. 62740. – x1.

Fig. 3. Mäßig gebauchtes Exemplar mit fehlender Spitze, Rechberghausen bei Göppingen. SMNS Inv.-Nr. 62741. – x1.

Fig. 4. Mäßig gebauchtes Exemplar, Wetzgau bei Schwäbisch Gmünd. SMNS Inv.-Nr. 62742. – x1.

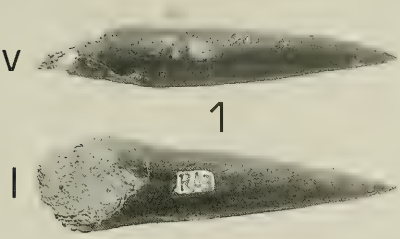
Fig. 5. Stärker gebauchtes Exemplar, Wetzgau bei Schwäbisch Gmündo. SMNS Inv.-Nr. 62743. – x1.

Fig. 6. Vertikaler Längsschnitt des Exemplares von Fig. 4. – x2.

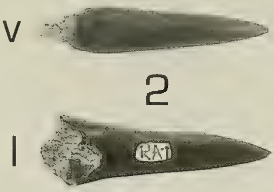
Fig. 7. Vertikaler Längsschnitt des Exemplares von Fig. 3. – x2.

Alle Stücke stammen aus den Arietenschichten (Unterer Lias, Unter-Sinemurium); leg. et ded. Werner Raschke, Schwäbisch Gmünd.

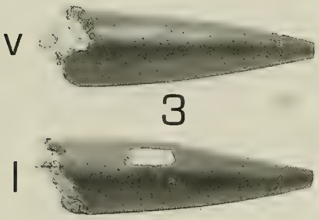
Es bedeuten: v Ventralansicht, l Lateralansicht (Ventralseite unten, auch bei den Längsschnitten).



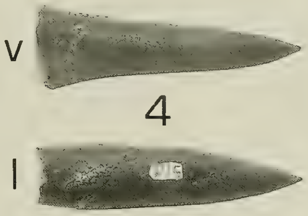
1



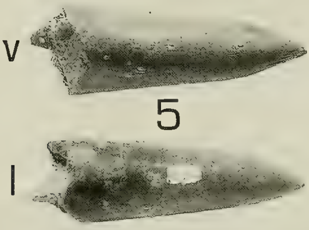
2



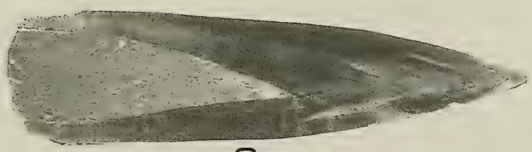
3



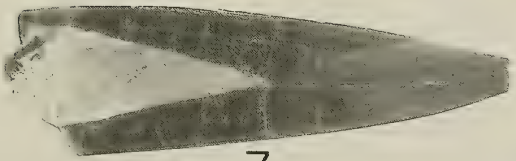
4



5



6



7

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

QE
1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 239	38 S., 10 Abb.	Stuttgart, 30. 9. 1996

Belemniten-Fanghäkchen (Cephalopoda, Coleoidea) aus der Psilonotenbank (Unterer Jura, tiefstes Hettangium) von Südwestdeutschland

Belemnite Arms Hooks (Cephalopoda, Coleoidea) from the Psilonotenbank (Lower Jurassic, lowermost Hettangian) of Southwest Germany

Von Wolfgang Riegraf, Münster i. Westf.

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Mit 10 Abbildungen

Summary

Microsamples dissolved by acid from the bituminous lowermost part of the Psilonotenbank (Hettangian, Planorbis Zone, *psilonotum* Subzone) near the village Tübingen-Bebenhausen, Southwest Germany, yielded numerous genuine cephalopod arm hooks (*Paraglycerites* Eisenack 1939). They are here supposed to be the oldest true belemnite remains. Therefore, the origin of the belemnites is believed to be located in the Upper Triassic of the Tethyan realm. In spite of numerous, however, insufficiently preserved Coleoidea known from the Rhaetian to early Sinemurian of Europe, belemnites cannot be derived from any known order of Triassic Coleoidea.

Zusammenfassung

Die schwach bituminöse Basis der Psilonotenbank von Tübingen-Bebenhausen (Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone) lieferte in Säurerückständen zahlreiche Cephalopodenfanghäkchen (*Paraglycerites* Eisenack 1939), die vermutlich ältesten Reste echter Belemniten. Deren Ursprung liegt demnach in der Oberen Trias, vermutlich der Tethys. Trotz vieler, allerdings unzureichend erhaltener Coleoideenfunde aus dem Rhaetium bis Unteren Sinemurium Europas lassen sich die Belemniten bisher von keiner bekannten triadischen Coleoideenordnung ableiten.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Belemnitenfanghäkchen aus der Psilonotenbank von Bebenhausen 3
  2.1. Lage 3
  2.2. Stratigraphie 3
  2.3. Erhaltung 7
  2.4. Präparation und Auslesen 8

2.5. Entstehung der Fanghäkchenvorkommen 8
2.6. Beschreibung und Taxonomie 10
2.7. Diskussion 13
2.8. Sexualdimorphismus bei Cephalopodenfanghäkchen? 20
3. Bisher bekannte Coleoidea aus Rhaetium, Hettangium und Untersinemurium 22
4. Zum Ursprung der Belemniten s. str. 28
5. Literatur 31

1. Einleitung

Die aus dem Hettangium von Württemberg stammenden Belemnitenrostren der Gattung *Schwegleria* Riegraf 1980 (Schwegler 1939; 1949; 1962) unterlagen bis heute dem Zweifel, ob es sich bei ihnen wirklich um Hettangium-Funde handelt. Andere Autoren sowie der Verfasser vorliegender Arbeit konnten trotz jahrzehntelanger Nachsuche keine Neufunde der Gattung *Schwegleria* Riegraf horizontiert gewinnen. Seit K. Feifel 1925 oben erwähnte Belemniten auf dem Steinenberg bei Nürtingen entdeckte, lieferte das südwestdeutsche Hettangium nur einen belemnoiden Coleoiden-Phragmokon unsicherer taxonomischer Zugehörigkeit (Riegraf 1982). Auch Schlämmproben aus dem südwestdeutschen Hettangium sind in aller Regel nahezu frei von Coleoideen-Resten.

Ein an Fanghäkchen reiches Niveau an der Basis der Psilonotenbank von Bebenhausen und ein belemnitischer Phragmokon aus einer Schlämmprobe der unteren Angulata-Zone von Tübingen bilden nun eine Ausnahme davon und werden nachfolgend vorgestellt. Die Fanghäkchen wurden in Riegraf & Hauff (1983: 482) ohne Abbildung vorläufig mitgeteilt. Die Gattung *Schwegleria* erfährt gleichzeitig eine Neubearbeitung durch Schlegelmilch (1996).

Die Säureaufbereitung der ebenfalls schwach bituminösen und feinkörnigen Psilonotenbank (*psilonotum*-Subzone) von Horn-Bad Meinberg, am Teutoburger Wald, Krs. Detmold, Ostwestfalen, erbrachte bei Untersuchungen des Verfassers im Jahre 1989 keine Dibranchiatenreste. Ein Vergleich zwischen Westfalen und Württemberg war daher nicht möglich.

Eine Zusammenfassung aller bisherigen Coleoideen-Funde aus dem Bereich Rhaetium bis Unteres Sinemurium und die hier beschriebenen Fanghäkchen zeigen den derzeitigen Wissensstand über den bis heute rätselhaften Ursprung der Belemniten s. str. auf. Ferner sind die ungeklärten Verhältnisse von Phylogenie und Paläogeographie der Coleoidea vor dem Erscheinen der bekannten, in ihrer taxonomischen Stellung unumstrittenen Belemnitenart *Nannobelus acutus* (Miller) im Unteren Sinemurium dargelegt.

Dank

Der Verfasser dankt ganz herzlich Herrn Dr.-Ing. R. Schlegelmilch (Aalen) und Dr. G. Bloos (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart) für konstruktive Kritik und Diskussionsbeiträge zu diesem Manuskript, ebenso Herrn Dr. H. Gocht (Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen) für Auskünfte über den Verbleib von Typen der Sammlung Eisenack, und Herrn G. Werner (Aalen-Dewangen) für Mitteilungen über Hettangium-Belemniten im Raum Aalen.

2. Belemnitenfanghäkchen aus der Psilonotenbank von Bebenhausen

2.1. Lage

Die Fundstellen der Psilonotenbank liegen im Störungssystem des Bebenhäuser Grabens, im Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen (Abb. 1; Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 02 500–03 375, H 53 79 250–800, vor allem R 35 03 250, 03 600, H 53 79 575, 79 800). Nur der höhere Teil des Profils ist in Bloos (1976: 250, 258, Profil Nr. 58) dargestellt. Zwischen dem Heuberger Tor und der Einmündung des Bettelbaches in den Goldersbach blieben auf ca. 1,5 km Länge Reste von Rhaetium bis Unteres Pliensbachium erhalten. Sie liegen in einem WSW-ENE streichenden tektonischen Grabenbruch der Walddorf-Bebenhäuser Zone inmitten von Keuper. Sie sind allerdings in kleine bis kleinste tektonische Schollen zerlegt. Das relativ vollständigste Profil vom Rhaetium bis in die Semicostatum-Zone findet sich als Steilwand über dem Bettelbach und unterhalb des Vogelbrunnens, unmittelbar unter dem Fahrweg Heuberger Tor– Bebenhausen (Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 03 150, H 53 79 500). In ihm ging allerdings das höhere Hettangium durch Abscherung verloren. Die Psilonotenbank liegt fast auf Bachniveau; Unteres Sinemurium lagert mit tektonisch bedingter Lücke direkt auf tieferem Hettangium. An dieser Stelle fand sich ein etwa 15 mm langer, *Nannobelus*-artiger Belemnit lose auf der Psilonotenbank, bei dem ungeklärt blieb, ob er aus den Psilonotentonen stammt oder aus Mergelhorizonten der Semicostatum-Zone herunterstürzte, die hier nur selten *Nannobelus acutus* (Miller) führen.

Die Psilonotenbank kommt in derselben Ausbildung noch an einer zweiten Fundstelle vor, nämlich im Seebach nördlich Bebenhausen (Abb. 1; Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 04 625–04 850, H 53 81 000–80 800). Nur wenig weiter südlich des Bettelbaches, am Heuberger Tor, sowie im Gewand Rosenau im NW von Tübingen (Abb. 1; Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 02 325, H 53 78 950) und auf der Waldhäuser Höhe in Tübingen sowie in den Steinbrüchen von Tübingen-Pfrondorf (Blatt Nr. 7420 Tübingen, R 35 07 600, H 53 78 000 und R 35 07 325, H 53 77 950) keilt diese Stilllwasserfazies rasch aus: Dort fehlt die *psilonotum*-Subzone; die *johnstoni*-Subzone der Psilonotenbank liegt in schillreicher grobklastischer Ausbildung erosiv direkt auf dem Rhätsandstein. Sie führt keine Cephalopodenfanghäkchen.

2.2. Stratigraphie

Das Profil im Bereich der Trias/Jura-Grenze im Bettelbach gliedert sich von oben nach unten (Abb. 2):

IX. >100 cm Tonstein, mittelgrau, hart, schiefrig; Basis (Probe Be 1d) stärker karbonatisch, schillreicher und mit einer reichen Foraminiferen- und Ostracodenfauna sowie Cidariden, ferner kleinen, pyritisierten Ammonitennuklei, aber keinen Coleoidenresten (Psilonotenton).

VIII. 18 cm Kalkstein, dunkelgrau, sandig, pyritreich, nicht so hart und spröde wie V–VII, mit Muscheln, oben mit bis zu 20 cm großen, verdrückten *Psiloceras* sp.; Säurerückstand (Probe Be lc) mit einigen Echinodermenresten, sonst nahezu steril (oberer Teil der Psilonotenbank).

VII. 30 cm Kalkstein, sandig, dunkelgrau, pyritreich, Ammoniten teilweise mit Wohnkammer aus hellgrauem Kalkmergelstein, darunter *Psiloceras distinctum* Pompeckj und *P. johnstoni* (J. Sowerby), *P. (Waehneroceras) subangulare* (Wähner) sowie vielen Muscheln (V–VII = unterer Teil der Psilonotenbank, maximal 60 cm mächtig).

VI. 15 cm Kalkstein, schwarzgrau, wie vorher, aber härter und spröder, mit Ichthyo- und Plesiosaurierknochen, *Cenoceras striatum* (J.·Sowerby), *Psiloceras psilonotum* (Quen-

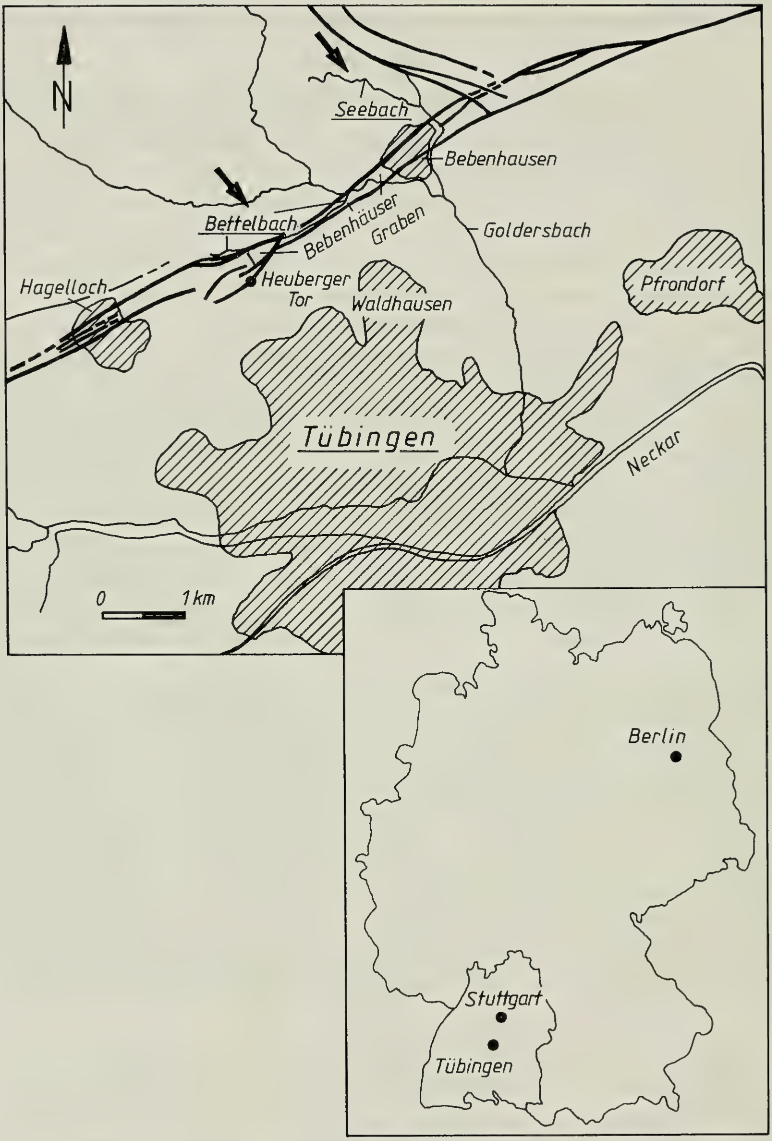

N
Seebach
Bebenhausen
Bettelbach
Bebenhäuser Graben
Goldersbach
Hagelloch
Heuberger Tor
Waldhausen
Pfrondorf
Tübingen
Neckar
0
1 km
Berlin
Stuttgart
Tübingen

Abb. 1. Lage der Fundstellen Seebach und Bettelbach nördlich von Tübingen im Bereich des Bebenhäuser Grabens.

STEDT), dem mutmaßlich dazugehörigen Mikroconch „*Neophyllites brevicellatus* POMPECKJ", *P. hollandi* M. SCHMIDT, *P. plicatulum* (QUENSTEDT), *P. calliphylloides* POMPECKJ, *Pleurotomaria*, *Plagiostoma punctata* (J. SOWERBY), anderen Muscheln, kleinen Schnecken, *Acrodus*- und anderen Fischzähnchen; oft durchzogen von wenige mm-starken biodetritischen, grobkörnigeren, hellen Bändern, die viel kleine Gastropoden und vereinzelt Grabgänge führen; Säurerückstand (Probe Be 1b) mit wenigen agglutinierten Foraminiferen und Echinodermenresten.

V. 0–15 cm Kalkstein, schwarzgrau, weniger sandig als vorher, aber härter und splittriger, merklich bituminös, oft laminiert, selten schiefrig, mit vielen kleinen Anaptychen von

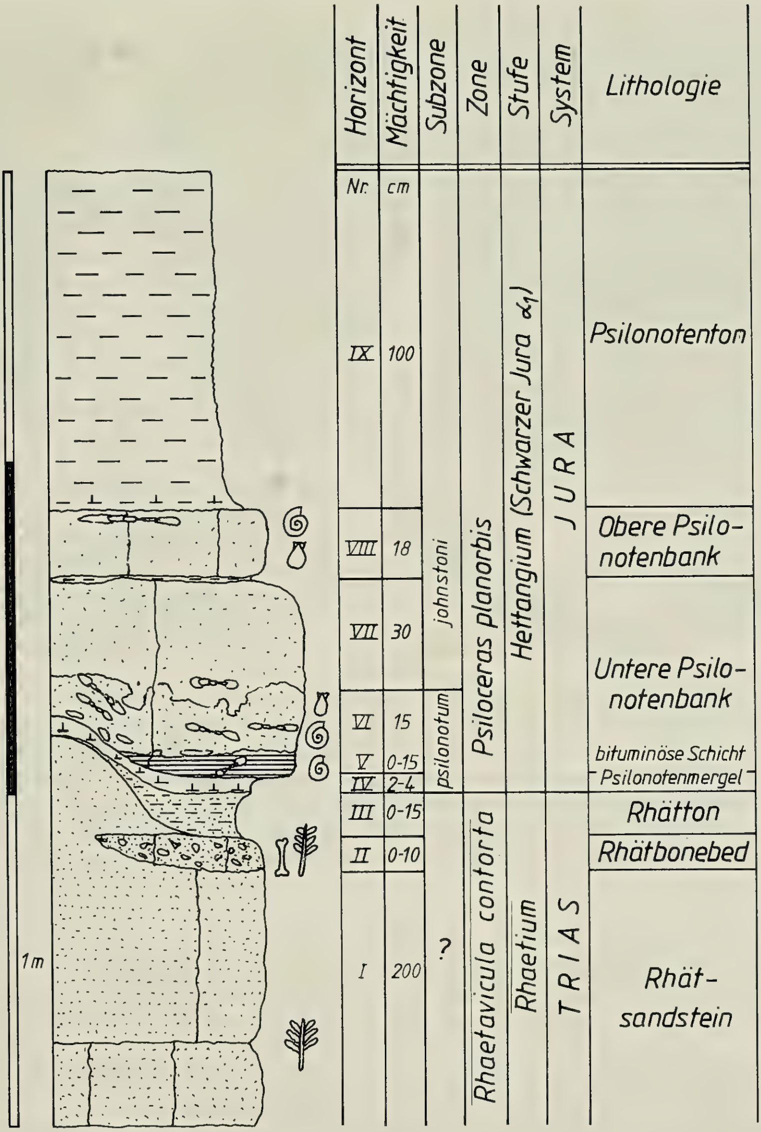

Horizont
Mächtigkeit
Subzone
Zone
Stufe
System
Lithologie
Nr.
cm
IX 100
VIII 18
VII 30
VI 15
V 0-15
IV 2-4
III 0-15
II 0-10
I 200
johnstoni
psilonotum
?
Psiloceras planorbis
Rhaetavicula contorta
Hettangium (Schwarzer Jura α1)
Rhaetium
JURA
TRIAS
Psilonotenton
Obere Psilonotenbank
Untere Psilonotenbank
bituminöse Schicht
Psilonotenmergel
Rhätton
Rhätbonebed
Rhätsandstein
1m

Abb. 2. Idealprofil, zusammengestellt nach Teilprofilen im Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. Die Coleoidenfanghäkchen stammen aus Horizont V, der bituminösen Basis im tiefsten Teil der Psilonotenbank.

Psiloceras und kleineren Gehäusen von *Psiloceras psilonotum* (Quenstedt), *P. plicatulum* Pompeckj, *P. calliphylloides* Pompeckj, einem Coleoidenphragmokon, viel Cephalopodenfanghäkchen und Treibholzstückchen (bituminöse Schicht im unteren Teil der Psilonotenbank).

IV. 2–4 cm Tonmergelstein, dunkelgraubraun, mit zahlreichem Echinodermendetritus (Basis des Hettangium); als Füllung flacher Mulden in der Oberfläche des Rhätsandsteins.

III. 0–15 cm Siltstein, weich, hellblaugrau, feinstsandig, mikro- und makrofossilfrei (Rhätton; Probe Be 1a).

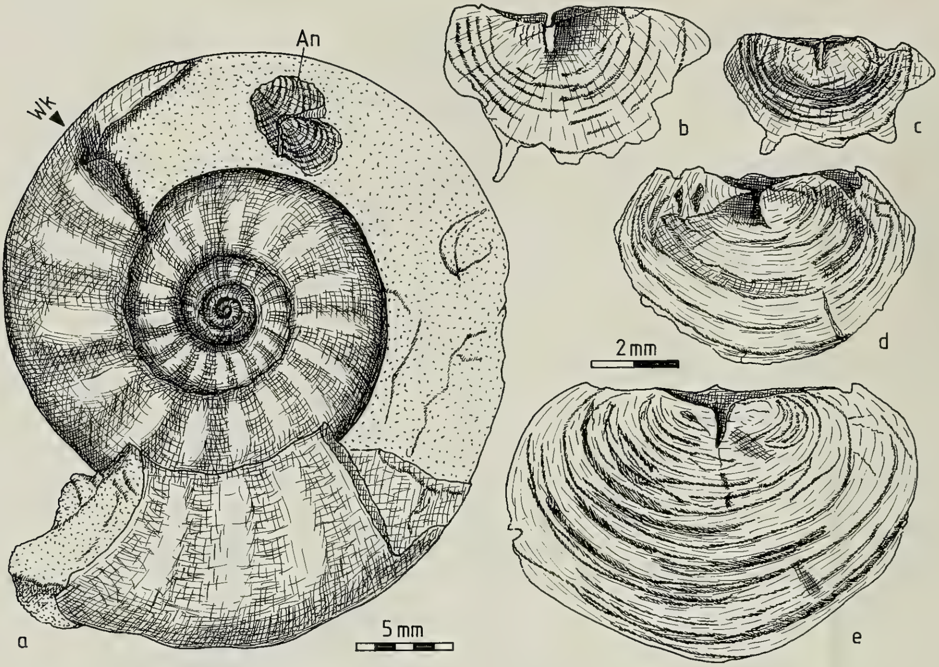


Abb. 3. Anaptychen von *Psiloceras.*
a: *Psiloceras plicatulum* Pompeckj mit ?in situ-Anaptychus im hinteren Drittel der aufgebrochenen Wohnkammer, in zwei Teile zerrissen. SMNS Nr. 24990. –
b–e: Isolierte Anaptychen von *Psiloceras*, besonders häufig in dieser Schicht. Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der unteren Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen 1977–1982. Slg. WR Nr. 1003 und 1011. SMNS Nr. 24991–24993.

II. 0–10 cm Sandstein, linsenartig mit zahlreichen Koprolithen sowie schwarzen Resten von Zähnen und Knochen durchsetzt, rasch auskeilend (Rhätbonebed).
I. >200 cm Sandstein, gelbbraun, sehr feinkörnig, gut sortiert, dickbankig, ungeschichtet, auf Schichtflächen mit Grabbauten, Treibholz und Pflanzenhäcksel (Rhätsandstein).

Die Fanghäkchenfunde stammen aus dem Horizont V des Profils. Der darunterliegende Mergel (Horizont IV) enthielt nur Echinodermenreste.

Die untersuchte Schicht V führt an beiden genannten Fundstellen folgende Cephalopoden: *Psiloceras psilonotum* (Quenstedt), *P. plicatulum* (Quenstedt) und *P. calliphylloides* Pompeckj. In etwa 20 Jahren fand sich nur ein einziges *Cenoceras striatum* (J. Sowerby) sowie ein Phragmokon von ?*Phragmoteuthis* (Riegraf 1982: 92, Abb. 1a, 2a; vorliegende Arbeit Abb. 4a).

Mit Horizont V liegt eine Stillwasserfazies mit Fossilerhaltung vom Typ einer Konservatlagerstätte vor, die zur Untergruppe der Stagnate zu rechnen ist (Seilacher 1970: 38; Seilacher, Reif & Westphal 1985; Seilacher & Westphal 1971). Die Bioturbation in unserem Bebenhäuser Horizont ist daher gering. Die bituminöse Schicht beschränkt sich in der Umgegend von Bebenhausen selbst innerhalb eines Aufschlusses auf einzelne Linsen (Muldenfüllungen). Sie entging daher meist der Aufmerksamkeit früherer Bearbeiter. Es wurden bisher aus ihr Anaptychen (Abb. 3), u.

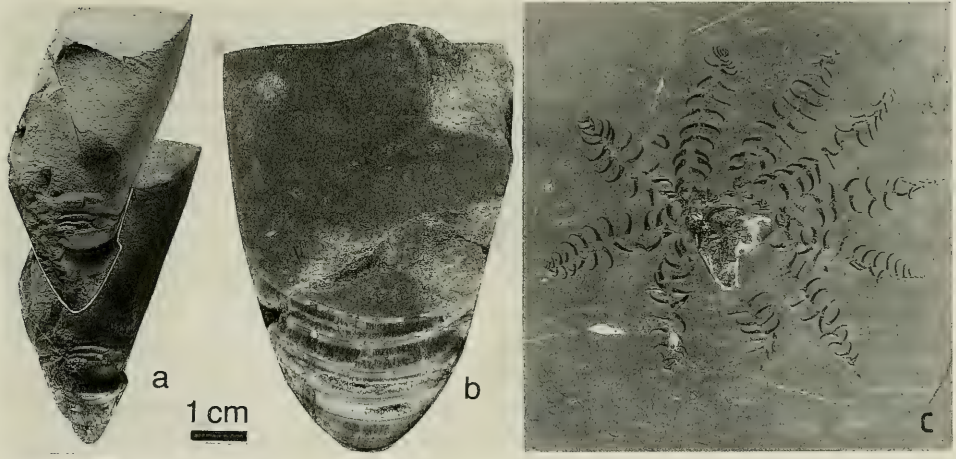


Abb. 4. *Phragmoteuthis*, drei Beispiele.
a: ?*Phragmoteuthis* sp. Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. Oben mit Ammoniumchlorid bedampft, unten unbedampft. Slg. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Tübingen, Nr. GPIT 1555/1. Orig. zu Riegraf 1983: 92, Abb. 1a, 2a. Natürliche Größe. Leg. W. Riegraf 1980. –
b: *Phragmoteuthis* sp. cf. *Phragmoteuthis montefiorei* (Buckman 1880). Unteres Sinemurium, Bucklandi-Zone, *conybeari*-Subzone, Kupferfelsbank (Spiratissimum-Bank), Tübingen, Stadtteil Waldhausen. Leicht schräger Längsschliff. Nr. GPIT 1555/2. Orig. zu Riegraf 1983: 92, Abb. 1b, 2b. Natürliche Größe. Leg. W. Riegraf 1980. –
c: *Phragmoteuthis conocauda* (Quenstedt 1849) bisher vollständigste Armkrone mit zehn etwa gleichlangen, fanghäkchenbesetzten Armen. Unteres Toarcium, Tenuicostatum-Zone, obere *semicelatum*-Subzone, Koblenzer, Schwarzjura εII1, Stbr. Kirschmann zwischen Ohmden und Schlierbach, Krs. Göppingen. Orig. im Museum Hauff, Holzmaden.

a. von Oppel (1856) und Riegraf & Schmitt-Riegraf (1995: 168, Taf. 18, Fig. 1a–e), beschrieben.

Darüber, im mittleren und stärker bioturbaten und sandigen Abschnitt der Kalkbank (Horizont VII, Abb. 2), zeigen auch in Bebenhausen stärker berippte Arten aus der Gruppe des *Psiloceras johnstoni* (J. Sowerby) die etwas jüngere Fauna der *johnstoni*-Subzone an. In diesem Abschnitt fanden sich bisher keine Dibranchiatenreste.

2.3. Erhaltung

Trotz des Einschlusses der Cephalopodenfanghäkchen in einer dichten Kalkbank mit geringer Kompaktion ist die Erhaltung nur mäßig: Sie sind mehr oder weniger verdrückt, zu einer schwarzen, glänzenden oder rauhen Substanz inkohlt und ehemalige Oberflächenstrukturen kaum mehr oder nicht zu erkennen. Der seitliche Sporn (Nebenspitze) ist nicht immer wahrnehmbar. Manche Häkchen scheinen teilweise mit Pyrit imprägniert oder innen gefüllt zu sein. Die Basis war offensichtlich besonders empfindlich und ist deshalb seltener überliefert als im westfälischen Campanium (Abb. 6/12–14). Die stärkere Verdrückung und Inkohlung von Cephalopodenfanghäkchen aus Bebenhausen bewirkte eine verringerte Zerbrechlichkeit, während besser erhaltene Häkchen aus Kalkbänken (z. B. Abb. 9/5–6) oder Wirbeltiermägen (Böttcher, 1989, Abb. 5–14) nach der Säurebehandlung extrem fragil sind. Rezente Fanghäkchen bestehen aus β-Chitin (Kear et al. 1995: 107); bei den fossilen Gegenstücken ist β-Chitin wahrscheinlich, aber bisher nicht untersucht.

2.4. Präparation und Auslesen

Die vorliegenden Funde wurden bei einer Untersuchung der Psilonotenbank auf agglutinierte Foraminiferen im Jahre 1983 gemacht. Aus dem harten Gestein ist eine Gewinnung nur durch eine Aufbereitung in Salz-, Monochloressig- oder Essigsäure möglich. Der relativ hohe Bitumengehalt verhindert, daß die Bank selbst in konzentrierter Salzsäure zerfällt. Daher muß entkalktes Gestein immer wieder abgewaschen bzw. abgebürstet werden, was häufig zur Beschädigung der ohnehin zerbrechlichen Fanghäkchen führt. Die Prozedur mit Essigsäure oder Monochloressigsäure ist wesentlich langwieriger und umständlicher, liefert aber weniger zerbrochene Fanghäkchen. Die Fanghäkchen blühen aufgrund ihres Pyritgehaltes oft nach einigen Jahren aus oder zerfallen aus anderen Gründen. Sie müssen daher nach der Extraktion rasch konserviert werden.

Der Lösungsrückstand muß durch ein 0,063 mm-Sieb gewaschen werden. Würde man, wie bei der Gewinnung von anderen empfindlichen Mikrofossilien (z. B. Radiolarien) üblich, nur dekantieren, könnte ein Teil der Häkchen aufschwimmen und dadurch verloren gehen. Bei der Menge des Lösungsrückstandes (feinster Sand, Bitumina, Pyrit) und der Kleinheit der Häkchen (Länge überwiegend 0,1–0,4 mm, selten bis 2 mm) ist das Auslesen zeitaufwendig und mühsam.

2.5. Entstehung der Fanghäkchenvorkommen

Zur Ablagerungszeit der Psilonotenbank wanderten vermutlich Coleoidea – zusammen mit der aus der Tethys stammenden Ammonitengattung *Psiloceras* – aus dem alpinen Bereich nach Südwestdeutschland ein und breiteten sich hier aus. Ihre Überreste wurden so im Raum um Bebenhausen fossil. Damit beschränkt sich – soweit derzeit abzusehen – ihr fossiles Vorkommen auf den tieferen Beckenbereich (Stillwasserfazies), der heute (nach Erosion des Jura in großen Teilen Baden-Württembergs) vor allem zwischen Bebenhausen und Stuttgart erhalten ist. Der einstige Lebensraum dürfte jedoch wesentlich größer gewesen sein.

Unter den Fanghäkchen befinden sich alle Typen einer Armkrone, d. h. distale (körperferne) und proximale (körpernahe) Häkchen, was für eine halbwegs autochthone Herkunft des Materials spricht. Weiträumige Strömungsverfrachtung oder -sortierung ist weitgehend auszuschließen. Die Armkronen der Tiere müssen an der Wasseroberfläche oder am Meeresboden zerfallen und die isolierten Häkchen ziemlich rasch eingebettet worden sein. Schlechte Durchlüftung der Wassersäule über dem Meeresboden (sauerstoffarme Verhältnisse) und weitgehend fehlende Bioturbation im Sediment erklären die überdurchschnittlich häufige Überlieferung horniger Substanz (Fanghäkchen, Anaptychen) im tiefsten Teil der Psilonotenbank (Horizont V). Umso auffälliger ist das Fehlen von Phragmokonen, Rostren oder größeren Häkchen (*Onychites*). Gerade letztere würde man selbst als kleine Bruchstücke im Säurerückstand noch gut erkennen.

Für das Fanghäkchenvorkommen von Bebenhausen, in dem zugehörige Rostren oder Phragmokone (mit einer Ausnahme) fehlen, gibt es folgende Möglichkeiten der Entstehung:

– 1. Die Häkchen gehören zu Belemnitentieren, die noch kein Rostrum besaßen oder nur ein solches, das in den schwäbischen Psilonotenschichten nicht überlieferungsfähig war (z. B. aus Aragonit oder nur aus organischem Material). Unter günstigen Bedingungen würde man jedoch inkohlt Abdrücke des Rostrums und Reste der Phragmokone und eventuell *Onychites* finden. Das ist bisher nicht der Fall. Eventuell besaßen die frühesten Belemniten keine Tentakelhaken (*Onychites*). Die Möglichkeit einer Fundlücke besteht bei solchen leicht vergänglichen Coleoidenresten immer.

– 2. Die Häkchen gehören zu *Belemnotheutis*- oder *Atractites*-artigen Tieren. Gerade von den ersteren sind jedoch aus einigen Fossillagerstätten (Posidonienschiefer des Unteren Toarcium; Oxford Clay, England; Solnhofener Plattenkalke) fast vollständige Tiere mit Proostracum und Armkronen bekannt. Von triadischen oder unterjurassischen *Atractites* kennt man bisher weder Proostracum noch Fanghäkchen. Ihre Phragmokone müßte man in der Psilonotenbank mindestens als Trümmer finden, was bisher nicht der Fall war.

– 3. Fanghäkchen, Phragmokone und Rostren könnten sich bei der Verwesung von den Weichteilen getrennt und anderswohin verdriftet und eingebettet worden sein. Die besonders empfindliche Armkrone mit den Fangarmen und Fanghäkchen zerfiel zuerst und sank im Beckenbereich zu Boden (z. B. PINNA 1972). Die Phragmokone trieben länger an der Meeresoberfläche und kamen eventuell in der Beckenfazies nur in Ausnahmefällen zur Ablagerung, besonders, wenn sie durch einen Räuber angebissen oder zertrümmert wurden, somit rasch ihren Auftrieb verloren (RIEGRAF 1982). Dagegen spricht, daß man in anderen Faziesbereichen des Hettangium bisher keine Coleoideenhartteile fand.

Die kleinen Belemnitenrostren der Gattung *Schwegleria* fanden sich bisher nur in den Psilonotentonen (*hagenowi*-Subzone; Mitt. G. BLOOS 1995) von Nürtingen (SCHLEGELMILCH 1996). Die Psilonotentone sind zur Überlieferung von aragonitischen Cephalopodengehäusen in der Regel denkbar ungünstig, weil sich der Aragonit rasch auflöste. Der Calcit der Rostren konnte jedoch erhalten bleiben. Phragmokone könnten nur überliefert werden, wenn sie rechtzeitig durch Pyrit oder Markasit ersetzt wurden. Fanghäkchen müßte man theoretisch in Schlämmproben finden, wenn ausreichende Sauerstoffarmut am Meeresboden zu ihrer Konservierung führte. Das scheint aber in den Psilonotentonen nicht der Fall zu sein, wie die bisherigen mikropaläontologischen Untersuchungen des Verfassers im mittleren Württemberg ergaben. Reiche Foraminiferenfaunen mit vielen Ostracoden sind im Hettangium auffallend an etwas karbonatreichere Horizonte unter und über Kalkbänken beschränkt (Psilonotenbank, Oolithenbank). Selektive Diagenese dürfte sich auf jeden Fall auf die Erhaltung der Coleoidenfauna ausgewirkt haben, weshalb man sie offenbar nur in bestimmten Niveaus findet.

– 4. Das Fehlen von karbonatischen Hartteilen (Phragmokon, Rostrum) läßt noch eine andere Möglichkeit der Deutung zu: Die Häkchen stammen nicht direkt von zerfallenen Tintenfisch-Leichen, sondern aus Anreicherungen im Magen von größeren Räubern wie Krokodilen, Ichthyosauriern oder Plesiosauriern, seltener Fischen (BÖTTCHER 1989: 15). Diese Reptilien reichern bis zu einigen hunderttausend oder weit über eine Million Fanghäkchen in ihrem Magen oder Vormagen an, wie z. B. für den Unteren Jura sehr anschaulich durch Böttcher (1989: 4–5, 12), Keller (1976: 270) und Pollard (1968: 385–386) dargelegt. Die Fanghäkchen wurden danach sehr wahrscheinlich in großer Zahl in Form von Speiballen von den Räubern wieder ausgewürgt. Würde dieser Vorgang an einem Ort häufiger geschehen und diese Konzentrationen von ganz schwachen Strömungen über das Sediment verteilt, käme sicherlich eine Fanghäkchenlagerstätte wie die hier beschriebene zustande. Rezent führen vergleichbare Vorgänge bei verschiedenen marinen Wirbeltieren (Wale, Robben, Vögel, Haie) zur Anreicherung von zahllosen Cephalopodenkiefern aus Chitin auf dem Meeresgrund. Im Extremfall beobachtete man dabei eine Verschleppung von Tintenfischresten durch Wale bis mehrere tausend Kilometer vom einstigen Lebensort der Tintenfische entfernt (Literaturzusammenstellung in Riegraf & Schmitt-Riegraf 1995: 20). Dabei ist bei den weiter oben angeführten jurassischen Wirbeltierfunden bisher nicht geklärt, warum sich in den Mageninhalten keine karbonatischen Reste von Coleoideen finden, ja oft nicht einmal in den Fundhorizonten selbst, obgleich ein großer Teil der beobachteten Fanghäkchen im Unteren Toarcium nachweislich zu Belemniten gehörte.

Für das hier beschriebene Fanghäkchenvorkommen von Bebenhausen erscheint die Anreicherung durch die Möglichkeit unter Punkt 4 am wahrscheinlichsten. Die bisher bekannten Coleoidenreste im Hettangium von Nord- und Südwestdeutschland sind recht sporadisch verteilt. Neben dem primären Fehlen von Coleoiden in den meisten Horizonten dürfte dafür eine Kombination aus synsedimentären (Strömungssortierung; Verdriftung) und diagenetischen Einflüssen (Aragonitauflösung; Zersetzung von hornigen Resten) in Frage kommen. Häufig schlechte Aufschlußverhältnisse und Fundlücken (weil man zumeist nur auf Ammoniten achtete) trugen wahrscheinlich ebenso zu der Seltenheit solcher Funde bei. Jedoch gibt es auch bisher unerklärliche Lücken in der fossilen Überlieferung: Im gesamten Hettangium und Sinemurium von Südwestdeutschland steht bisher nur ein einziger, großer, primär calcitischer Nautilidenoberkiefer, *Rhyncolites punctatus* (Till), mutmaßlich zu *Cenoceras* gehörig (Riegraf & Schmitt-Riegraf, 1995: 46, Taf. 4, Fig. 1a-c), schätzungsweise vielen tausenden von Gehäusefunden gegenüber.

2.6. Beschreibung und Taxonomie

Die Gesamtlänge der untersuchten Fanghäkchen und -fragmente beträgt zwischen 0,1 und 2 mm. Noch größere mögen vorkommen, sind aber dann selten. Hinsichtlich der Krümmung besteht eine erhebliche Variabilität. Man beobachtet im extrahierten Material (Abb. 5 und Abb. 6/1–8) alle Krümmungsstadien, die man entlang eines Coleoidenarms finden kann: proximale (körpernahe), kräftig gekrümmte mit breitem Schaft („Sporn"; Abb. 5/1–8) bis gestreckte mit schmälerem Schaft (distal; körperfern; Abb. 5/15–25). Bei allen Häkchen erfolgte die Einkrümmung der Spitze („Uncinus") mehr oder weniger gleichmäßig; ihre Krümmung ist daher gerundet, vor allem bei proximalen Häkchen (Abb. 5/1–8). Eine scharfe Abknickung des Uncinus tritt nur bei einem Exemplar (Abb. 6/1) auf, wie auch im westfälischen Campanium beobachtet (Abb. 6/8).

Charakteristisch und taxonomisch bedeutsam bei den Bebenhäuser Fanghäkchen ist die Existenz einer Nebenspitze (auf Abb. 5 und 6 mit „N" bezeichnet). Die Nebenspitze unterscheidet sie von allen anderen Coleoiden-Fanghäkchen. Sie gehören aufgrund dieses Merkmals zum Fanghäkchentyp *Paraglycerites* Eisenack 1939. Die

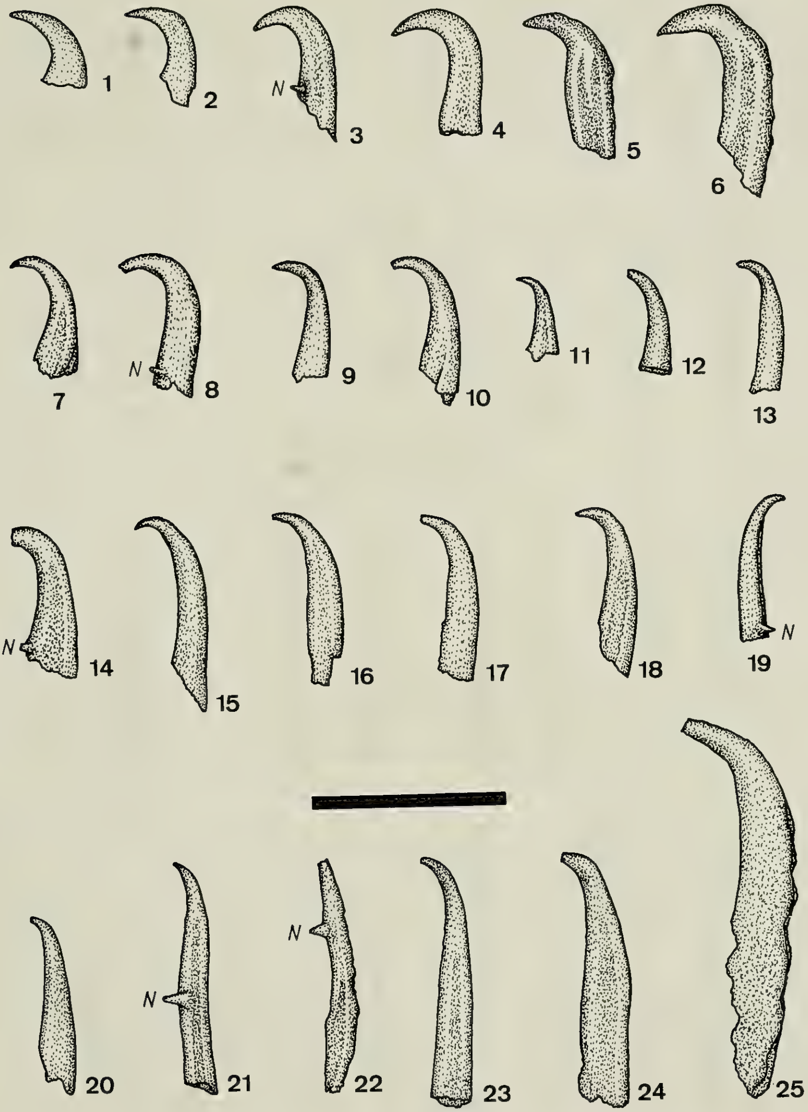


Abb. 5. Belemnitenfanghäkchen (Typ *Paraglycerites*), meist fragmentarisch erhalten; Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der unteren Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. N Nebenspitze.
1–20, 23–25: *Paraglycerites necans* Eisenack 1939, 21–22: *Paraglycerites antedentatus* Eisenack 1939; 1–12, 14: distale, 13, 15–25: proximale Häkchen. SMNS Nr. 24975. Maßstab 1 mm.

Nebenspitze („Sporn") ist bei Häkchen mit proximaler Position am Fangarm klein (Abb. 5/1–8), bei distal positionierten Häkchen dagegen deutlicher (Abb. 5/15–25).

Nach der Stellung der Nebenspitze (N) lassen sich im Bebenhäuser Material zwei verschiedene Typen feststellen: *Paraglycerites necans* Eisenack 1939 und *Paraglyce-*

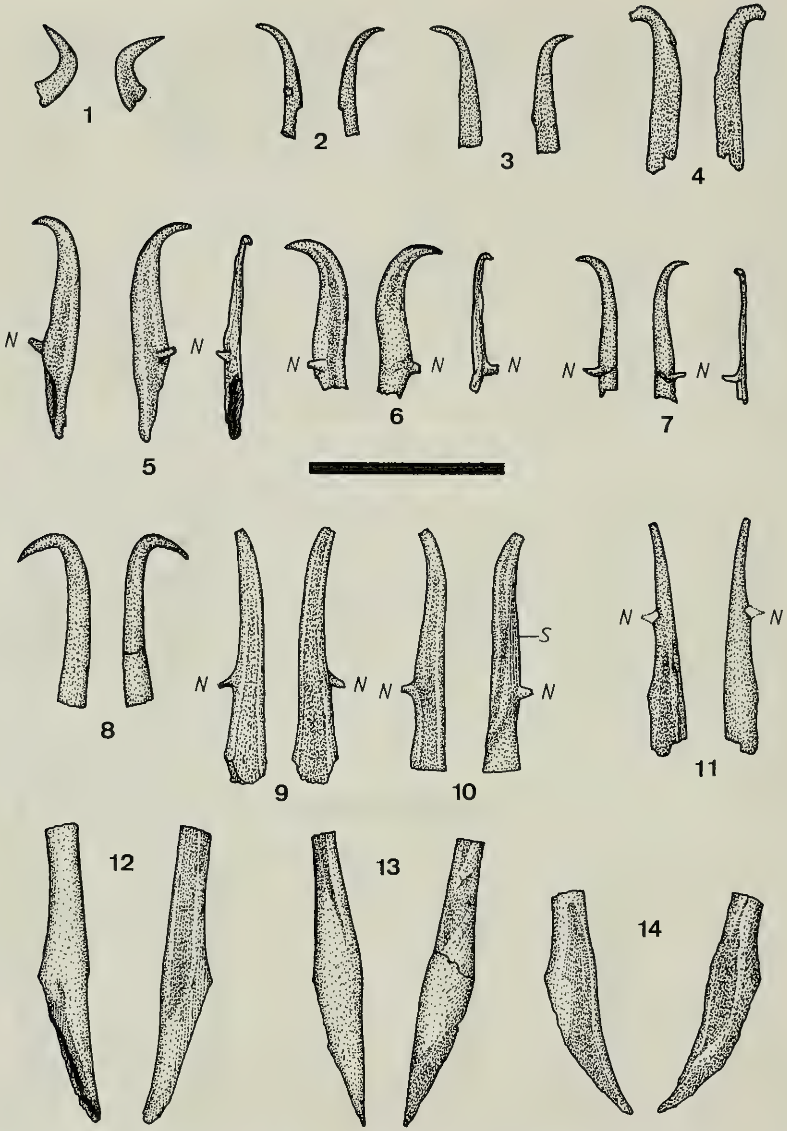


Abb. 6. Belemnitenfanghäkchen (Typ *Paraglycerites*), proximale Häkchen, meist fragmentarisch erhalten; Hettangium, Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone, Basis der unteren Psilonotenbank, Horizont Nr. V in Abb. 2, Bettelbach zwischen Tübingen und Bebenhausen. N Nebenspitze.
1–7: *Paraglycerites necans* Eisenack 1939; die Längsstreifung (S) des Exemplars von 10 wurde auch bei einem nicht abgebildeten Fragment von Bebenhausen beobachtet. SMNS Nr. 24975. Maßstab 1 mm.
8–14: *Paraglycerites antedentatus* Eisenack 1939 zum Vergleich mit *Paraglycerites necans* aus dem Hettangium. Oberes Campanium, basale *mucronata*-Zone, turbiditischer Tonmergelstein der oberen Stromberger Schichten, ca. 7 m unter der tiefsten Grundbank, Everswinkel, Krs. Warendorf, östlich Münster/Westf.; Probe EW 494 im Profil bei Riegraf (1995b: 150, Abb. 11). SMNS Nr. 24976.

rites antedentatus EISENACK 1939. Bei *P. necans* sitzt die Nebenspitze im basalen Drittel der Häkchenlänge (Abb. 5/3, 8, 14; Abb. 6/5–7), bei *P. antedentatus* in der Mitte des geraden Häkchenteils (Schaft) oder etwas weiter der Häkchenspitze zu (Abb. 5/21–22). Synonym zu *P. antedentatus* ist sicherlich *Paraglycerites curvatus* KOZUR 1971 (hier: Abb. 7/3, links); einziger Unterschied: das von KOZUR abgebildete Häkchen besaß vermutlich eine proximale Stellung am Fangarm, der Holotypus von EISENACK eine distale (hier: Abb. 7/3, rechts).

Man kann nicht ausschließen, daß die als *P. necans* und *P. antedentatus* unterschiedenen Typen zu einer Armkrone gehörten. Dabei ist anzumerken, daß die in Abb. 5 dargestellten Fanghäkchen aus einem anderen, etliche Jahre früher aufbereiteten Handstück stammen als die Stücke in Abb. 6/1–7.

Bei der Gewinnung der Häkchen (s. o.) ist die Nebenspitze häufig verloren gegangen (Abb. 5/1–2, 4–7, 9–13, 15–18, 20, 23–25; Abb. 6/1–4); dies gilt mehr oder weniger auch für die Basis der Häkchen (ausgenommen Abb. 6/5). Wo vorhanden, sitzt die Nebenspitze auf der linken Schaftseite (Abb. 6/5, 7) oder häufiger auf der rechten (Abb. 5/3, 8, 14, 21–22; Abb. 6/6) – jeweils von der eingekrümmten (Innen-) Seite des Häkchens gesehen. Ein ähnliches Überwiegen der „rechten“ Häkchen (13 gegenüber 9 „linken“) zählt man auch auf den Tafeln von KULICKI & SZANIAWSKI (1972). Je ein „linkes“ und „rechtes“ Häkchen dürften zusammen ein Häkchenpaar am Fangarm gebildet haben.

Die Nebenspitze stand bei den Bebenhäuser Funden ursprünglich beinahe senkrecht bis leicht nach der Innenseite des Häkchens geneigt auf der Seitenfläche des Schaftes. Durch die Sedimentkompaktion wurde sie jedoch regelmäßig zur Innenseite hin geknickt, so daß sie fossil mit dem Häkchen meist in einer Ebene liegt.

Die schwachen Längsgruben auf den Schaftflächen (Abb. 5/21–24; Abb. 6/5–6) rühren von der Sedimentkompaktion her und sind keine ursprünglichen Merkmale. Eine primäre, feine Längsstreifung (wie in Abb. 7/10 als „S“ gezeigt) war nur bei einem hier nicht abgebildeten Exemplar von Bebenhausen sichtbar.

Viel mehr als in Abb. 5 und Abb. 6/1–7 dargestellt, läßt sich nicht beschreiben. Dazu ist die Erhaltung zu schlecht bzw. zu fragmentarisch. Alles brauchbare Material ist hier abgebildet, ausgenommen Bruchstücke, die weniger als einem halben Fanghäkchen entsprechen.

Nach heutiger Kenntnis (s. u.) kommen Fanghäkchen mit Nebenspitze (Typ *Paraglycerites* EISENACK) nur bei Belemniten vor. Die vorliegenden Fanghäkchen sind überraschenderweise bereits so typisch entwickelt, daß sie zu vergleichbaren wesentlich jüngeren Funden aus dem Campanium Westfalens keine nennenswerten Unterschiede aufweisen (Abb. 6/8–14).

2.7. Diskussion

Cephalopodenfanghäkchen variieren in ihrer äußeren Form beträchtlich – je nach ihrer Position am Fangarm des jeweiligen Tintenfisches (zentral, distal, proximal). Deshalb und wegen ihrer Merkmalsarmut lassen sich nur wenige Morphotypen sicher unterscheiden, die zudem oft Reichweiten vom Unteren Jura bis zur Oberen Kreide aufweisen. Die in KULICKI & SZANIAWSKI (1972) aufgestellten Gattungen und Arten beruhen zum Teil auf zufälligen Einzelheiten der Erhaltung und sind in der Zukunft sicherlich nicht alle aufrechtzuerhalten.

Nur die Gattung *Onychites* QUENSTEDT, die große Tentakelhaken der Belemniten umfaßt, läßt deutlich echte „Arten“ erkennen. Sie sind in der Regel verschieden groß (bis 5 cm Länge), unterschiedlich stark gekrümmt und mit verschiedenartigen Oberflächenskulpturen versehen (Abb. 10/1–5; QUENSTEDT 1856–1857, Taf. 24, Fig. 59–62; Taf. 34, Fig. 2?, 3–5; Taf. 69, Fig. 21–22; Taf. 99, Fig. 11–15; ENGESER 1987). Bei aufmerksamer Beobachtung ihres Vorkommens im Gelände und der sie begleitenden Belemniten lassen sich die bisher beschriebenen *Onychites*-Arten eventuell bestimmten Belemnitenarten zuordnen. Fehlen Onychiten bei Weichteil-Belemniten, bleibt jeweils unklar, ob sie nicht erhalten sind oder primär nicht vorhanden waren. Nach der Art, wie rezente Kalmare nach ihrem Tod zerfallen (RIEGRAF & HAUFF 1983: 471), trifft eher das erstere zu.

Der Hauptunterschied der vorliegenden Fanghäkchen gegenüber denen anderer Coleoiden besteht in der Existenz einer Nebenspitze. Weitere Unterschiede werden nachstehend genannt.

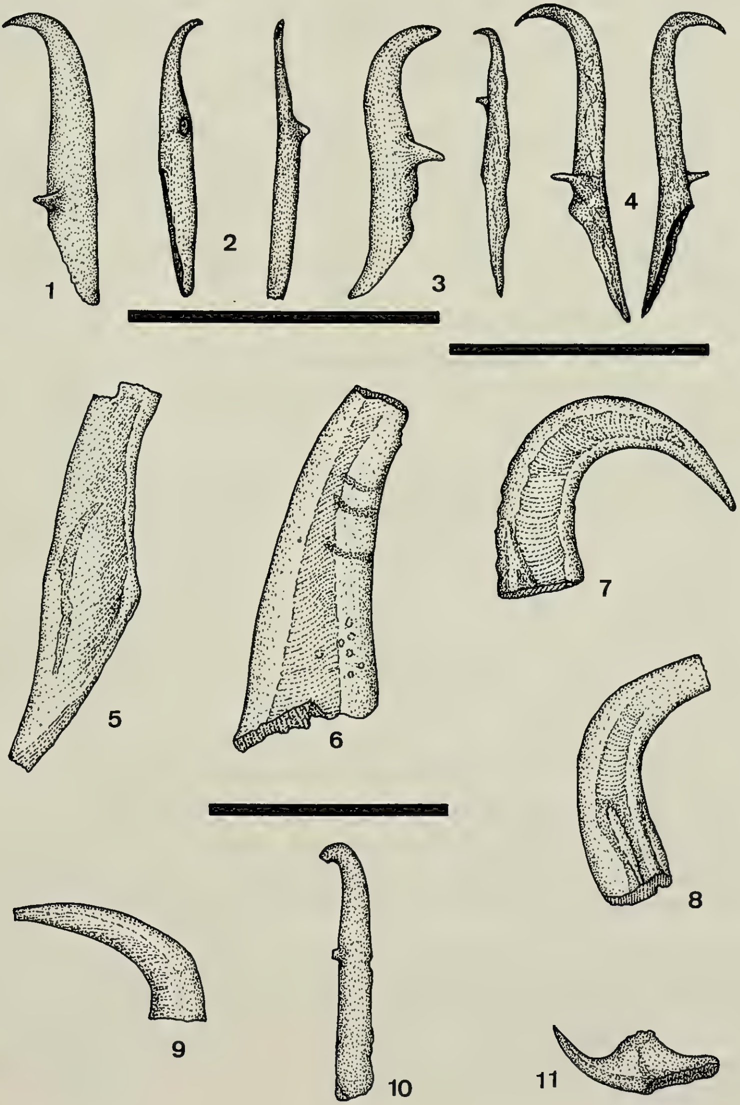
Die Häkchen triadischer und liassischer *Phragmoteuthis* sind in der Regel der Basis zu ziemlich verbreitert und im Vergleich zum Tier verhältnismäßig groß und auffallend breit (Abb. 10/6; RIEGRAF, WERNER & LÖRCHER 1984, Taf. 10, Fig. 11; RIEBER 1970: 35, Abb. 2–3). Die Häkchen von *Sueviteuthis* REITNER & ENGESER sind sehr langgestreckt, zierlich und schmal, die von *Belemnotheutis* PEARCE und *Acanthoteuthis* WAGNER (*Arites* KOZUR pars; *Acanthuncus* KULICKI & SZANIAWSKI) im Verhältnis zu *Paraglycerites* stärker gestreckt, ihre Krümmung allmählicher und gerundeter, häufig zierlicher. In manchen Fällen sind sie der Basis zu *Phragmoteuthis*-artig verbreitert (QUENSTEDT 1856–1857, Taf. 99, Fig. 16).

Bedauerlicherweise kennt man die Fanghäkchen triadischer oder liassischer Aulacocerida (u. a. mit *Aulacoceras* und *Atractites*) bisher nicht, falls sie überhaupt welche besaßen. Die von FISCHER (1947: 18, Abb. 6) zu *Prographularia groenlan-*

Abb. 7. Belemnitenfanghäkchen und Scolecodonten.
1: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939. Unterer Jura, Großer Seeberg bei Gotha, Thüringen. Nach KOZUR 1971: 75, Taf. 17, Fig. 1. Maßstab wie 4.
2: *Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939. Pliensbachium/Toarcium, Tongrube Grimmen bei Greifswald, Mecklenburg. Nach KOZUR 1971: 75, Taf. 17, Fig. 2a–b. Maßstab 1 mm.
3: Links: *Paraglycerites curvatus* KOZUR 1971. Holotypus. Pliensbachium/Toarcium, Tongrube Grimmen bei Greifswald, Mecklenburg. Nach KOZUR 1971: 76, Taf. 17, Fig. 3. – Rechts: *Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939, Holotypus. Baltisches Callovium-Geschiebe, ohne genauen Fundort. Nach EISENACK 1939: 167, Abb. 12. Orig. im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Belege zu EISENACK 1935 und 1936, Nr. J 41, Kat.-Nr. 1466. Maßstab wie 2.
4: *Paraglycerites necans* EISENACK 1939. Holotypus. Baltisches Callovium-Geschiebe, ohne genauen Fundort. Nach EISENACK 1939: 167, Abb. 10a–b. Orig. im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Belege zu EISENACK 1935 und 1936, Nr. J 41, Kat.-Nr. 1466. Maßstab 1 mm.
5–11: Durchschnittliche Ausbeute an Fanghäkchen und Scolecodonten einer 2kg-Probe. Unteres Toarcium, Bifrons-Zone, *fibulatum*-Subzone, Tonmergelstein ca. 17 m über dem Oberen Stein, Chalhac am Truc de Balduc bei Mende, Dept. Lozère, Südfrankreich. Leg. W. RIEGRAF 1977. – 5–8: *Striatuncus* sp. – 9–10: Fragmente von ?*Paraglycerites antedentatus* EISENACK 1939: – 11: *Paranereites balticus* EISENACK, 1939; ?Scolecodont, von KOZUR (1970: 39) als möglicher Cephalopodenfanghaken diskutiert. SMNS Nr. 24977. Maßstab 1 mm.

dica (Fischer) gestellten Fanghäkchen aus dem Perm Grönlands – vom Typ *Acanthuncus* Kulicki & Szaniawski bzw. *Arites* Kozur – und ebenso aus dem Oberkarbon von Illinois (Johnson & Richardson 1968) schreibt man heute Vertretern der Ordnung Phragmoteuthida zu (*Jeletzkya* Johnson & Richardson 1968; *Permoteuthis* Rosenkrantz 1946). Biologisch wenig wahrscheinlich, aber nicht widerlegt ist bisher die Möglichkeit, daß auch mesozoische Ammoniten Fanghäkchen gehabt haben könnten.

Viele kleine mesozoische Cephalopodenfanghäkchen sind – vor allem bei fragmentarischer Erhaltung – kaum sicher zuzuordnen.



Die hier vorgestellten Fanghäkchen vom Typ *Paraglycerites* Eisenack 1939 wurden lange als Scolecodonten (Wurmkieferteile) eines „besonderen Typs" angesehen (Eisenack 1939; Kozur 1970; 1971; Howell 1962: W152, W154). Dies gilt auch für *Paranereites* Eisenack 1939.

Bei der triadisch-jurassischen Gattung *Paranereites* – in Howell (1962: W152) fälschlich ins Silur gestellt – ist bis jetzt unklar, ob es sich um Cephalopodenfanghäkchen oder um Scolecodonten handelt. Für die erstere Annahme sprechen die eigentümliche Morphologie und das häufige Vorkommen zusammen mit Cephalopoden-Fanghäkchen im Schwäbischen Jura, in dem ansonsten eindeutige Scolecodonten stets große Raritäten sind (eigene Beobachtungen; seltene Ausnahme in Riegraf 1985: 90, Taf. 1, Fig. 1). Beispiele für das Zusammenvorkommen von *Paranereites* und *Paraglycerites* sind Proben aus dem südwestdeutschen und südfranzösischen Oberen Pliensbachium und Unteren Toarcium (Abb. 7/5–11; Abb. 8/1–13), dem südwestdeutschen Bajocium (Abb. 10/7–8) und dem westfälischen Campanium (Riegraf 1995b, Abb. 21.1–21.4; 22.1). Im Gegensatz dazu fehlt *Paranereites* im Fundgut von Bebenhausen.

Neben *Paraglycerites* kommen im Pliensbachium und Toarcium (nicht jedoch bei Bebenhausen) weitere Typen von Fanghäkchen vor. *Striatuncus* wirkt im Vergleich sehr massig und groß (Abb. 7/5–8; Abb. 8/12–13; Abb. 9/1–8). *Paraglycerites* bleibt mit 0,5–2 mm Länge dagegen relativ klein und zierlich (ausgenommen Abb. 5/24–25). *Striatuncus* besitzt außerdem eine kleine Nebenspitze, die systematische Zugehörigkeit dieses Typs ist unsicher.

Ein einzelnes Häkchen aus dem Oberen Pliensbachium (Abb. 8/6) zeigt eine schwache Längsstreifung. Es ist vermutlich nicht belemnitischen Ursprungs.

Ein weiterer Typ ist *Acanthuncus* Kulicki & Szaniawski [= *Arcuncus* Kulicki & Szaniawski] (Abb. 8/6; Abb. 9/ 6). Ein Vergleich mit diesem merkmalsarmen Typ erscheint überflüssig.

Im Unteren Jura gibt es zudem bisher noch unbeschriebene Cephalopodenfanghäkchen: seltsame, aus unregelmäßigen, zierlichen Längswülsten zusammengesetzte ?Fanghäkchen aus dem Oberen Pliensbachium von Südfrankreich (Abb. 8/1–2) wurden ebenso in der *fibulatum*-Subzone des Unteren Toarcium in Südwestdeutschland gefunden. Auf den ersten Blick wirken sie wie inkohlte, gebogene Holzreste. Ihre Form ist jedoch in allen beobachteten Fällen so konstant, daß es sich hier um einen neuen Typ von plumpen, kurzen, stark gekrümmten Fanghäkchen handeln muß. Dasselbe gilt für andere, durch diagonale Falten gegliederte Fanghäkchen (Abb. 8/5–6).

Weitere neue Typen beschrieb Bruun Christensen (1995a; 1995b) als *Proximaluncus* und *Statoiluncus* aus dem Mittleren bis Oberen Jura der Nordsee.

Die Zuordnung der Funde von Bebenhausen zu Belemniten erfolgte aufgrund entsprechender Funde, die im Verband mit zerfallenen oder vollständigen Belemnitentieren im höheren Lias gemacht worden sind. Hierauf wird nachstehend eingegangen.

Paraglycerites Eisenack (kleine Armhäkchen) wurde im Verband mit *Onychites* Quenstedt (große Tentakelhaken) und Belemnitenrostren der Art *Passaloteuthis laevigata* (v. Zieten 1831) („*bisulcata*") und *Acrocoelites trisulculosus* (Simpson 1855) („*raui*") im Unteren Toarcium der Umgegend von Holzmaden (Baden-Württemberg) gefunden (Reitner & Urlichs 1983 und SMNS Nr. 26273–26274, 26340–26344;

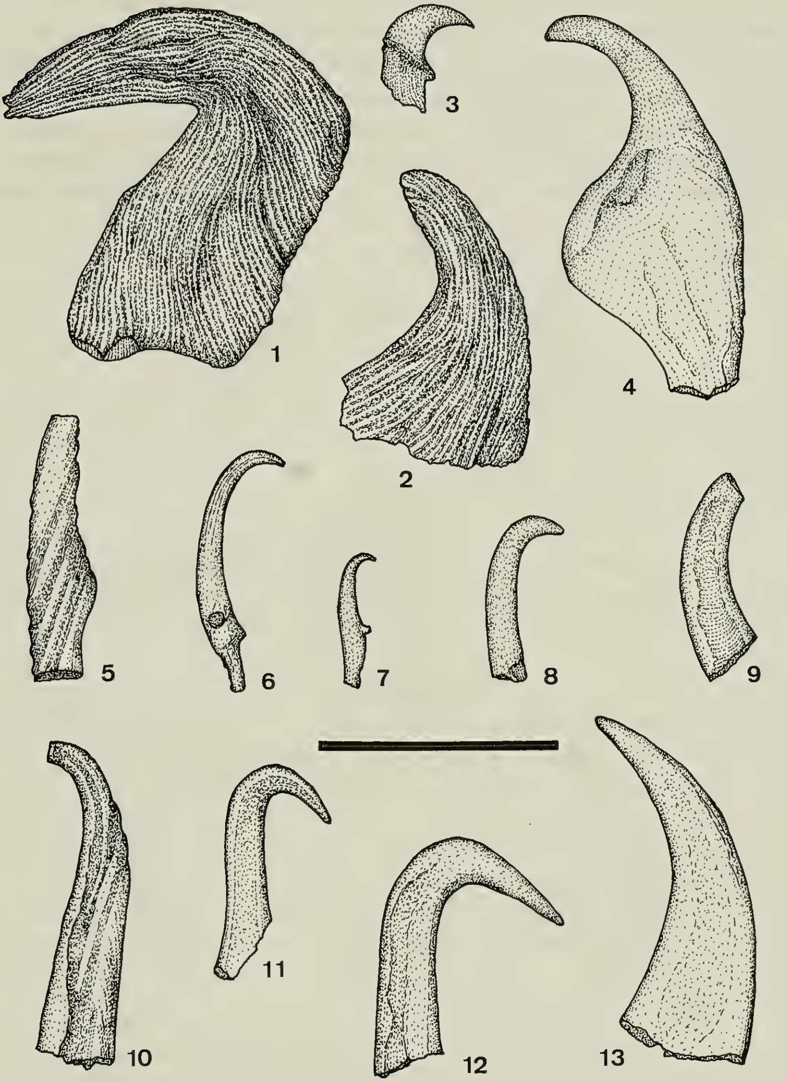


Abb. 8. Durchschnittliche Ausbeute an Fanghäkchen und Scolecodonten aus zwei Schlämmproben mit je 2kg. Südseite des Truc de Balduc bei Mende, Dept. Lozère, Südfrankreich. Leg. W. Riegraf 1977.

1–6: Oberes Pliensbachium, Spinatum-Zone, *hawskerense*-Subzone, 20 cm unter der Basis der bituminösen Mergelschiefer des Unteren Toarcium (Probe TdB 4). – 1–2: Verhältnismäßig großer, mit unregelmäßigen Längsfalten überzogener Fanghaken oder Scolecodont. – 3–4: unskulptierte Scolecodonten. – 5–6: Cephalopodenfanghäkchen. SMNS Nr. 24978.

7–13: Cephalopodenfanghäkchen. Unteres Toarcium, Falciferum-Zone, *exaratum*-Subzone, 10 cm über der Basis der bituminösen Mergelschiefer des Unteren Toarcium (Probe TdB 2). – 7–8, 10–12: *Paraglycerites necans* Eisenack 1939. – 9, 13: *Striatuncus* sp. SMNS Nr. 24479.

Riegraf & Hauff 1983: Abb. 1a–b; Riegraf, Werner & Lörcher 1984: Taf. 9, Fig. 1; Hauff 1985). *Onychites* fehlt im Fundgut von Bebenhausen.

Andere Funde von *Paraglycerites* aus dem Unteren Toarcium, mutmaßlich von der Gattung *Acrocoelites* Lissajous, fast 10 mm lang, scheinen auf den ersten Blick keine Nebenspitze zu haben. Eigene Beobachtungen an solchen isolierten Fanghäkchen aus der Bifrons-Zone von Aselfingen/Wutach haben jedoch gezeigt, daß eine Nebenspitze vorhanden ist, die allerdings ziemlich schwach, stumpf und kurz ist. Aufgrund dieser Form wird sie nicht wie bei anderen Häkchen nach innen geknickt. Deshalb ist sie nur vereinzelt bei guter Erhaltung zu erkennen.

Wichtig für die Deutung von *Paraglycerites* ist vor allem das Vorkommen im Zusammenhang mit Weichteilbelemniten, wie sie von Reitner & Urlichs (1983) aus dem Posidonienschiefer beschrieben und abgebildet wurden. Bei der mechanischen Präparation dieser Funde gingen diese Nebenspitzen meist verloren oder blieben im Gestein verborgen, sofern sie nicht schon durch die starke Kompaktion unkenntlich wurden. Daher meinten Reitner & Urlichs (1983), ein Teil der Häkchen habe keine Nebenspitze („Typ 1").

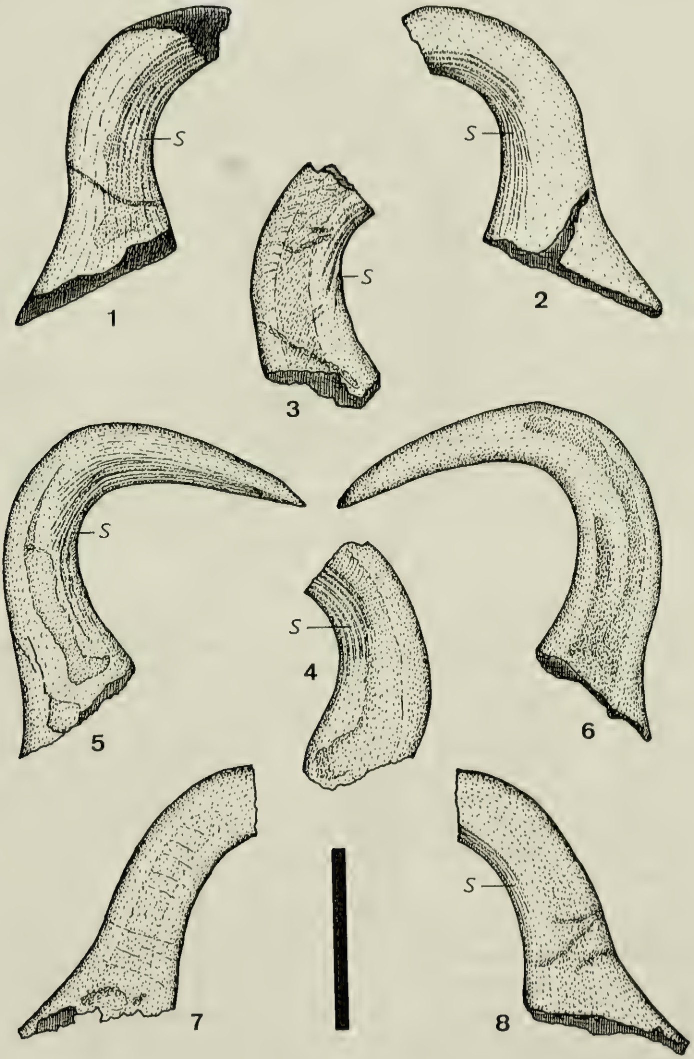
Die Funde des Fanghäkchentyps *Paraglycerites* im Verband mit Weichteil-Belemniten sprechen für eine Zuordnung zu Belemniten. Diese Annahme wird dadurch erhärtet, daß im westfälischen Campanium *Paraglycerites*-Häkchen stets und ausschließlich von Belemnitenrostren der Gattungen *Belemnitella* d'Orbigny und *Gonioteuthis* Defrance in de Blainville begleitet sind; andere häkchentragende Coleoiden kennt man aus dem Campanium weltweit bisher nicht.

Es erhebt sich nun noch die Frage, ob man aus der Größe der Häckchen Rückschlüsse auf die zugehörigen Belemnitenrostren ziehen kann. Bei den hier vorliegenden Fanghäkchen schwankt die Länge zwischen 0,1 und 2 mm. Die etwa 0,5–2 mm langen Belemnitenfanghäkchen aus flyschähnlichen Tonmergelsteinen des Oberen Campanium Westfalens (Abb. 6/8–14) finden sich zusammen mit Belemnitenrostren von 50–120 mm Länge. Das etwa 10 cm lange *Passaloteuthis*-Rostrum in Riegraf & Hauff (1983: Abb. 1a) besitzt 2–4 mm lange *Paraglycerites*-Häkchen. Demnach hätte man bei den Bebenhäuser Funden Belemnitenrostren von etwa 2–5 cm Länge finden müssen, falls sich die Häkchenlänge propor-

Abb. 9. *Striatuncus cretaceus* (Engeser & Suthhof 1993) aus der Oberen Kreide zum Vergleich mit jurassischen Funden. S = feine Längsstreifung (namengebende „Striae").
1–2: Turonium, tonige Schreibkreidefazies (aus einem großen Gehäuse von *Pachydiscus peramplus* (Mantell), Zementsteinbruch Misburg bei Hannover, Niedersachsen. SMNS Nr. 24980.
3–4: Unteres Campanium, *quadrata*-Zone, turbiditischer Tonmergelstein der Altenberger Schichten (Probe Münster 499). Ausschachtung Kreuzung Gartenstraße/Cheruskerring, Innenstadt von Münster/Westfalen. Leg. W. Riegraf 1995. SMNS Nr. 24981.
5–6: Oberes Campanium, *mucronata*-Zone, Grenze turbiditischer Tonmergelstein/Deelbank, untere Beckumer Schichten. Neuer Steinbruch der Firma Bosenberg Zement östlich Ahlen-Vorhelm, Krs. Warendorf, Westfalen (Profil in Riegraf 1995b: 151, Abb. 12). Leg. W. Riegraf 1990. SMNS Nr. 24982.
7–8: Oberes Campanium, *mucronata*-Zone, Klipperbank, obere Beckumer Schichten, über Probe Nr. BOS. 527 im Profil von Riegraf (1995b: 151, Abb. 12). Neuer Steinbruch der Firma Bosenberg Zement östlich Ahlen-Vorhelm, Krs. Warendorf, Westfalen. Leg. W. Riegraf 1987. SMNS Nr. 24983.

tional zur Länge des Rostrums verhielte. Diese Länge besitzen die Rostren aus dem tieferen Hettangium von Nürtingen.

Die stratigraphische Reichweite von *Paraglycerites* Eisenack erweitert sich durch die hier beschriebenen Funde auf Hettangium bis Campanium; aus der Trias ist dieser Häkchentyp bis jetzt in der Literatur nicht abgebildet. *Striatuncus* Engeser tritt vom Unteren Toarcium (Engeser 1988) bis zum Oberen Maastrichtium (Unteres Paläozän?) auf (Kulicki & Szaniawski 1972: Taf. 16, Fig. 2a–b, als „?*Falcuncus*" sp. B).



2.8. Sexualdimorphismus bei Cephalopodenfanghäkchen?

Der Gedanke, daß sich Sexualdimorphismus in der Häkchenbewaffnung von Coleoiden zeigen könnte, geht ausschließlich auf einen nichtöffentlichen Seminarvortrag des Verfassers vorliegender Arbeit an der Universität Tübingen um 1980 zurück. Ursprünglich bezog sich diese Vorstellung darauf, daß bei Belemniten Männchen große Fanghaken der Gattung *Onychites* Quenstedt auf einem Armpaar trügen, die Weibchen nicht. Beim Studium der einschlägigen Literatur über rezente Teuthiden (Chun 1906; 1910; 1915; Naef 1921–1923; 1928; Pfeffer 1908; Thiele 1935) stellte sich dies jedoch als eine völlig unbegründete These heraus und wurde daher rasch verworfen (Riegraf & Hauff 1983: 471) unter Angabe der Gründe (S. 469, 471). Diese Textstelle fand jedoch bei manchen Autoren keine Beachtung.

Bei dem genannten Vortrag anwesend, übernahmen Reitner & Engeser (1981a: 451) die Hypothese ohne Nachprüfung und ohne Angabe der Quelle. Dadurch ging die Hypothese in die Literatur ein. In der Beschreibung einer *Belemnotheutis* (*B. leichi*) nennt Reitner (1986: 19) als Begründung für einen angeblichen „Sexual-(Häkchen-)dimorphismus" bei Belemniten die Arbeit von Riegraf & Hauff (1983), die genau das Gegenteil belegt. Bis heute haben Engeser und Reitner in ihren zahlreichen Coleoidenarbeiten keinen Hinweis dafür geliefert, daß sich der Sexualdimorphismus bei Coleoideen in unterschiedlichen Häkchen beim jeweiligen Geschlecht äußern könnte. Daher muß diese Ansicht aufgrund gegenteiliger Rezentbefunde weiterhin als unbegründet verworfen werden.

Die Hectocotylisierung (Hectocotylus = Geschlechtsarm) eines Fangarmes bei Männchen lebender Coleoiden erfolgt in der Regel am linken oder rechten 3. Arm, seltener bei zwei Dorsal- oder zwei Ventralarmen (Chun 1906; Thiele 1935). Tentakeln und Tentakelhaken werden aber von diesem Sexualdimorphismus nicht betroffen! Der einzige nennenswerte äußere Geschlechtsunterschied, den man bei lebenden Tieren ohne Fanghäkchenbewaffnung beobachtet, sind also 1–2 abgewandelte

Abb. 10. *Onychites* und *Paraglycerites.*

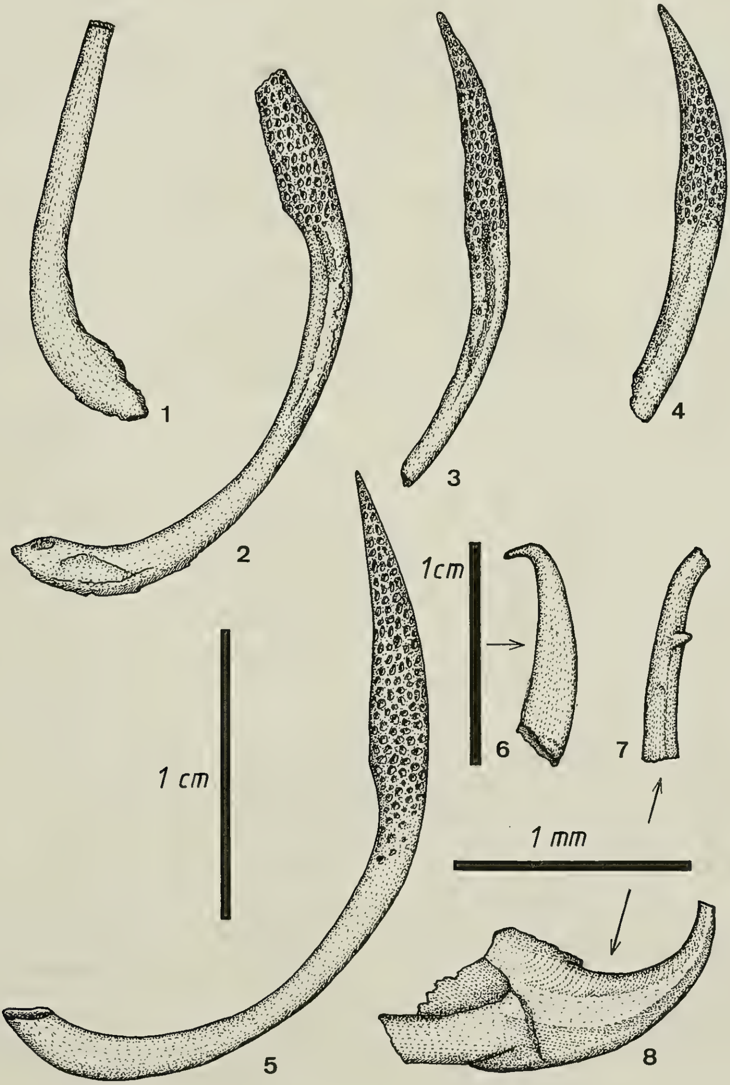
1–4: *Onychites runcinatus* Quenstedt, 1856. Tentakelhaken eines Belemniten. Unteres Toarcium, Bifrons-Zone, *fibulatum*-Subzone, Wilder Schiefer, Schwarzjura εIII. – 1: Basis der Bifrons-Zone, *fibulatum*-Subzone, neuer Steinbruch des Zementwerkes R. Rohrbach, Dotternhausen, Zollernalbkreis. WR 1920. SMNS Nr. 24984. – 2: Exemplar mit Basis, aber abgebrochener Spitze. Aalen-Wasseralfingen. Leg. G. Werner. WR 3549a. SMNS Nr. 24985. – 3: Stück ohne Basis. Aalen-Wasseralfingen. Leg. G. Werner. WR 3549b. SMNS Nr. 24986. – 4: Unteres Toarcium, Bifrons-Zone, obere *fibulatum*-Subzone, dunkelgrauer, schwach bituminöser Tonmergelstein (Probe AS 26). Aubach nördlich Aselfingen/Wutach. Leg. W. Riegraf 1981. SMNS Nr. 24987.

5: Rekonstruktion eines vollständigen Exemplars aus den 1–4 abgebildeten Funden.

6: Größtes, dem Verfasser bekanntes Exemplar von ?*Paraglycerites* sp., nach dem Vergleich mit Reitner & Urlichs (1983: 451–453, Abb. 1–3) zu einem etwa 14–16 cm langen *Acrocoelites*-Rostrum gehörend, wobei die Häkchen jeweils um 10 mm lang sind. Unteres Toarcium, Bifrons-Zone, obere *fibulatum*-Subzone, dunkelgrauer Tonmergelstein (Probe TdB 23/24). Chalhac am Truc de Balduc bei Mende, Dept. Lozère, Südfrankreich. Leg. W. Riegraf 1977. SMNS Nr. 24988.

7–8: Oberes Bajocium, Parkinsoni-Zone, oberster Hamitenton, 10 cm unter der Basis des Parkinsoni-Ooliths (Probe Rt. 81); NW-Seite der Achalm in Reutlingen. Leg. W. Riegraf 1980. – 7: *Paraglycerites antedentatus* Eisenack 1939. – 8: *Paranereites balticus* Eisenack 1939, Scolecodont. SMNS Nr. 24989.

Arme, die zwei Reihen etwas vergrößerter, aber auch nur stiftförmiger Saugnäpfe tragen, die median durch eine Furche zur Spermienaufnahme getrennt sind (*Argonauta* mit ihren Zwergmännchen und *Spirula* mit ihren seltsamen Hectocotyli sind hier ausgenommen). Diese Merkmale dürften sich bei fossilen Coleoiden selbst bei vorzüglicher Erhaltung der Weichteilsubstanz und der Körperumrisse, wie sie z. B. aus dem Callovium von La Voulte-sur-Rhône und den Solnhofener Plattenkalken des bayerischen Untertithonium vorliegen, nicht überliefern. Bisher kennt man daher weder eindeutig identifizierte Saugnäpfe noch irgendwelche Weichteilumrisse, die sich als Hectocotylus (Hectocotyli) eines Männchens deuten ließen, sofern es eine solche Differenzierung im Mesozoikum überhaupt gab.



3. Bisher bekannte Coleoidea aus Rhaetium, Hettangium und Untersinemurium

Vor allem aus Nord- und Südwestdeutschland, Frankreich, England und den Alpen wurden in der Vergangenheit eine Reihe von Coleoidenfunden einer Gattung oder Art zugeordnet oder wenigstens in offener Nomenklatur geführt. Die meisten dieser Bestimmungen sind revisionsbedürftig und lassen sich nach den heutigen Erkenntnissen keiner fossilen Dibranchiatengruppe mit ausreichender Sicherheit zuordnen. Jeder einzelne dieser Funde erscheint daher im Grunde bedeutungslos. Die erstaunlich hohe Gesamtzahl solcher Entdeckungen deutet allerdings auf bedeutsame, entwicklungsfähige Neuschöpfungen in der Coleoideenfauna zwischen Norium und Oberem Sinemurium, ohne daß ihre Evolution fossil ausreichend dokumentiert ist (Fundlücken und unzureichende Erhaltung: fehlendes Proostracum/Gladius oder Rostrum). Diese Tatsache täuscht daher ein scheinbar plötzliches Auftauchen der Teuthiden-Belemniten, Belemnotheutiden und Phragmoteuthiden über der Trias-Jura-Grenze außerhalb des alpin-mediterranen Raumes vor.

Folgende Auflistung enthält auch Funde, deren Zugehörigkeit zu den Coleoiden fraglich ist oder sich später sogar als falsch erwiesen hat.

3.1. Oberes Norium und Rhaetium

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) *Prographularia triadica* (Frech); und *Austroteuthis kuehnei* Jeletzky & Zapfe	Rhaetium, Zlambachmergel	Fischerwiese bei Bad Aussee, Österreich	Jeletzky & Zapfe 1967: 86, Taf. 1, Fig. 1A–1H, 3; Taf. 2, Fig. 2A–D; Taf. 3, Fig. 1A–B, 2; Abb. 1
b) *Atractites alveolaris* Quenstedt	Zlambachschichten (Fleckenmergel)	Kleiner Zlambachgraben bei Bad Aussee, Österreich	Jeletzky & Zapfe 1967: 72; v. Mojsisovics 1902: 196, 342
c) *Belemnites infraliassicus* Stoppani	Rhaetium, Zone der *Avicula contorta*	Lombardei, Oberitalien	Stoppani 1860, Taf. 54, Fig. 9–10; Jeletzky & Zapfe 1967: 72
d) *Belemnites infraliassicus* Stoppani	Zone der *Avicula contora*	Brides-les-Bains und Meillerie	Kilian 1903: 249
e) Belemnitenfragment	Zone der *Avicula contora*	Digne bei Castellane, Provence	E. Hebert in Haug 1903: 247
f) *Belemnites meriani* Mayer	Zone der *Avicula contora*	Vorarlberg und Schesaplana (Rätikon); „Grisons“ (= Graubünden)	Mayer 1864: 75; Jeletzky & Zapfe 1967: 72

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
g) *Belemnites stoppanii* MAYER	„Kössener Sch.", (Rhaetium), Zone der *Avicula contorta*	Balmelles bei Villefort, Dépt. Lozère, Südfrankreich	MAYER 1866: 358
h) *Loligosepia neidernachensis* REITNER	Oberes Norium, Kössener Schichten	Fluß Neidernach- bei Griesen, Lahnewies-Neidernachmulde bei Garmisch-Partenkirchen	REITNER 1978: 206, Abb. 1, 3a–b
i) „*Loligo*"	Rhaetium	Gola, Umgegend des Gardasees; Trentino, Südtirol	LEPSIUS 1878: 104, 116; BITTNER 1881: 319; CADROBBI 1940: 186
k) „*Belo*(*Geo-*?)*teuthis* sp." [= Fischrest!]	Rhaetium, „Grey Marls beneath Bone-bed"	Watchet, Somerset, England	DAWKINS 1864: 406, 409; MARTIN 1865: 213
l) *Arites sibiricus* SASLAVSKAYA	?Untere Trias	nordöstliches Rußland	SASLAVSKAYA 1989
m) *Arites keuperianus* KOZUR; *Arites vulgaris* KOZUR	Muschelkalk, *compressus-*/*evolutus*-Zone, Ob. Ceratitensch., und Unterkeuper	Apfelstädt-Ufer bei Wandersleben und Bohrung Buttelstedt, Thüringen	KOZUR 1967: 856–857, Taf. 2, Fig. 9; Taf. 3,Fig. 16; KOZUR 1970: 39 TAF. 5, FIG. 8
n) „*Paraglycerites*" (wahrscheinlich Verwechslung mit *Arites* KOZUR)	Mittleres ?Rhaetium	Norddeutschland	KOZUR 1970: 39; KOZUR: 1971: 75
o) „*Onychites* sp."	Rhaetium, *contorta*-Zone, *contorta*-Sch.	NW-Deutschland (keine Fundorte angegeben)	WILL 1969: 107, 138, 192, 218, Abb. 41

Anmerkungen:

a) *Prographularia triadica* (FRECH): in HAAS (1909: 158, Taf. 6, Fig. 2–3) als *Pachysceptron* nov. gen. und „*Aulacoceras*" bezeichnet. Die früher vollständig in das Rhaetium gestellten Kössener Schichten und Zlambachmergel enthalten nach stratigraphischen Revisionen der jüngeren Vergangenheit obernorische Anteile (KRYSTYN, SCHÄFFER & SCHLAGER 1971: 619–620, Abb. 6; REITNER 1978): Frühere Altersangabe wie „Rhaetium" schließen häufig Oberes Norium mit ein.

e) Dessen rhätische Natur wurde durch FABRE (1903: 249) und HAUG (1903: 249) in Frage gestellt. Er stammt mit großer Wahrscheinlichkeit eher aus dem Jura oder der Unteren Kreide, falls der Fundort richtig angegeben ist.

f) Es dürfte sich teils um karnisch-norische *Atractites-* oder *Orthoceras*-Reste handeln (RIEGRAF 1995a: 24), andererseits um *Nannobelus* aus dem Oberen Sinemurium (LISSAJOUS 1925: 109). In Graubünden kommen *Nannobelus*-Rostren in Glimmerschiefern des Sinemurium noch bestimmbar vor (eig. Beobachtung).

g) Fabre (1903: 249), Haug (1903: 249) und Lissajous (1925: 139) stellen den angeblich rhätischen Fund von Balmelles (oder Mas-de-Air), Dépt. Lozère, nach späteren stratigraphischen Revisionen des Fundgebiets in das Bajocium.

h) Der älteste bekannte Teuthide. Gestein (typischer schwach bituminöser Mergelschiefer mit *Eopsiloceras*) und Erhaltungszustand des Fundes bestätigten bei einer Überprüfung durch den Verfasser im Jahre 1979, daß der Fund aus den angegebenen Schichten stammt.

i) Bereits aus faziellen Gründen kein Dibranchiaten-, sondern ein Fisch- oder Pflanzenrest. Engeser & Phillips (1986: 262) und Engeser (1988: 107) vermuteten unter dieser Bezeichnung trotzdem eine echte *Loligosepia*-Art, konnten jedoch den Typus nicht auffinden.

l-o) Schon aus faziellen Gründen dürfte ein Teil der Funde von Kozur und Will Scolecodonten sein. Ob dies für alle ihre triadischen Funde zutrifft, vor allem in vollmarinen Schichten, ist fraglich. Häufig lassen sich Scolecodonten und Cephalopodenfanghäkchen nicht sicher unterscheiden. Das inkohlte, ehemals hornige Material zeigt bei beiden auch mikroskopisch keinen Unterschied. Daher sind Fanghäkchen-Funde der Gattung *Arites* Kozur 1967 taxonomisch nicht sicher zuzuordnen.

3.2. Tieferes Hettangium (Planorbis- und Liasicus-Zone)

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) belemnitenähnlicher Phragmokon	Planorbis-Zone	Binton, Warwickshire, England	Brodie 1869: 269
b) „belemnitisches Proostracum“	Planorbis-Zone	Bünde, Westfalen	Hölder 1973: 63–67, Abb. 10; Taf. 2, Fig. 7; Taf. 3, Fig. 8
c) „Phragmokon“	Planorbis-Zone	Bünde, Westfalen	Hölder 1973: 67
d) „flachgedrückter Dibranchiaten-Phragmokon“	Planorbis-Zone, Grenze *psilonotum-/ johnstoni*-Subzone	Ziegelei Hagemann, Oldentrup bei Bielefeld	Diebel 1941: 176, 186, Taf. 2, Fig. 6
e) „*Atractites* ex gr. *convergens* Mojsisovics, großer Phragmokon“	Liasicus-Zone, *laqueolus*-Subzone, Grenze zur Angulata-Zone	Zgl. Engelke, 1 km W von Großdüngen, Blatt 3926 Bockenem, SE Hildesheim	Hoffmann 1965: 695
f) „schlecht erhaltener Coleoidenphragmokon“	Liasicus-Zone	Bohrung Drawehn I, Blatt 2932 Breese	Hoffmann 1965: 696
g) „Sammlungsexemplare von Belemniten“	?Psilonotenschichten	Blatt Rinteln	Diebel 1941: 176
h) Belemnitenfanghäkchen (*Paraglycerites*)	Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone	Bebenhausen, Württemberg	vorliegende Arbeit
i) „?*Phragmoteuthis*“-Phragmokon	Planorbis-Zone, *psilonotum*-Subzone	Bebenhausen, Württemberg	Riegraf 1982: 92, Abb. 1a, 2a

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
k) *Schwegleria feifeli* (Schwegler), *S. praecox* (Schwegler), *S. psilonoti* (Schwegler)	Psilonotentone, Liasicus-Zone *hagenowi*-Subzone	Steinenberg bei Nürtingen, Württemberg	Schwegler 1939: 200ff.; 1949: 301; 1960: 71, Abb. 2; Schloz 1972: 150; Riegraf 1995a: 41
l) „Belemnitenrostren“	Psilonotenbank, Planorbis-Zone ?*johnstoni*-Subzone	östlicher Schurwald, Württemberg	Pfeffer 1942: 83; Schloz 1972: 150
m) *Paraglycerites*	„Lias“ (Psilonotenschichten)	Gr. Seeberg bei Gotha, Thüringen	Kozur 1970, Taf. 5, Fig. 10 Kozur 1971, Taf. 17, Fig. 1

Anmerkungen:

b–c) Der vorzüglich erhaltene Gladius von der Autobahnbaustelle SE Bünde/Westfalen oder aus der Tongrube Südlengern entspricht bekannten Proostraca von jurassischen Belemniten oder einer *Belemnotheutis* (= *Acanthoteuthis*). Leider sind bei diesem Haldenfund Phragmokonspitze und eventuell vorhandenes Rostrum abgebrochen. Aufgrund eines „flachgepreßten Ammoniten mit etwas geschwungenen Rippen“ von derselben Fundstelle, als *Schlotheimia* interpretiert und der „Angulata-Zone“ zugeordnet. Viel wahrscheinlicher handelt es sich um ein *Psiloceras (Curviceras)* sp. (tieferes Hettangium, Liasicus-Zone). Dies entspräche etwa dem Papierschieferhorizont C_2 der Ziegelei Held am Doberg bei Bünde, den Diebel (1941: 165, 167) beschrieb. Hölders Funde würden damit altersgleich zu denen von Diebel (1941) und Hoffmann (1965) sein. Eine letzte Gewißheit dafür gibt es allerdings nicht.

d) Der eindeutige, leider schlecht erhaltene Coleoidenphragmokon aus dem Oberen Fossilhorizont über dem Papierschiefer gehört zu einem Belemniten, *Phragmoteuthis* oder *Atractites*.

e) Mit 52 mm Länge und einem Öffnungswinkel von 23–24° vielleicht zu voreilig als „*Atractites*“ bestimmt (Jeletzky in Hoffmann 1965: 696). Aufgrund der wenigen Merkmale möglicherweise ebenso der Phragmokon eines Belemniten oder einer *Phragmoteuthis*.

i) Unzureichende Erhaltung und der diagnostisch wenig brauchbare Öffnungswinkel erlauben keine sichere Zuordnung zu *Phragmoteuthis*, Belemniten oder *Atractites*.

k) Diese echten Belemnitenrostren, zuerst in Hennig (1923: 156) erwähnt, wurden durch Schwegler drei Arten zugewiesen (1962: 6–10, Abb. 5–7). Riegraf (1980: 141) stellte sie in seine neue Gattung *Schwegleria*. Schlegelmilch (1996) untersuchte sie erneut.

3.3. Höheres Hettangium (Angulata-Zone)

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) *Belemnites praematurus* Tate	Angulata-Zone	Insel Magee, County Antrim, Irland	Tate 1869: 166–167, Textabb.; Lissajous 1925: 123; Schlegelmilch 1996
b) *Belemnites infundibulum* Phillips; zwei große, runde Phragmokone bis zu 1 Zoll Durchmesser	Angulata-Zone	Redcar, Yorkshire, England	Blake 1876: 315, 327

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
c) *Belemnites acutus* Miller und Belemnitenfragmente	Angulata-Zone, Schicht mit *„Schlotheimia moreana"*	Côte-d'Or, Burgund, Frankreich	Terquem & Piette 1856: 140; Martin 1865
d) *Belemnites acutus Miller*	Marne de Jamoigne und Grès de Luxembourg, Angulata-Zone	Hachy und Virton, Belgien	Dewalque 1858: 72; Chapuis & Dewalque 1854: 21
e) *Belemnites infraliasicus* Stoppani(?)	Taviglianaz-Sandstein, ?Angulata-Zone	Thuner See, Berner Alpen, Schweiz	Fischer-Ooster 1870: 86
f) belemnitenartiger, kleiner, pyritisierter Phragmokon	Angulata-Zone Schichten mit *Schlotheimia germanica* Lange	Oldentrup bei Bielefeld	Riegraf 1982: 92
g) „Belemnitenphragmokone"	„Vaihinger Nest", Angulatensandstein, Angulata-Zone	Württemberg	Engel 1896: 139, 141, 143; 1908: 211, 213; Hennig 1923: 156
h) „Belemnit"	Oolithenbank, Angulata-Zone	Frickenhofer Höhe bei Abtsgmünd W Aalen	Rosenkranz 1967: 25; Schloz 1972: 150
i) ?*Nannobelus acutus* (Miller), Phragmokone und Rostren	Kalksandsteinbank, ?Angulata-Zone	Aalen-Fachsenfeld	briefl. Mitt. G. Werner 1979
k) 1 mm langer, pyritisierter Belemnitenphragmokon	nahe Oolithenbank, Grenze Liasicus-/Angulata-Zone	Gewand Wanne, Tübingen, Württemberg	vorliegende Arbeit: Anmerkung zu k)
l) unbestimmter ?Belemnit	Hettangium, Zone des *Psiloceras canadense* und *Charmasseiceras* sp.	westliches Kanada	Frebold 1967

Anmerkungen:

a) Nach der Zeichnung ein vermutlich echter Belemnit.

b) Hat mit *Belemnites infundibulum* Phillips (Phillips 1866: 35, Taf. 1, Fig. 3) aus dem höheren Unter- und Obersinemurium Englands vielleicht nur den Namen gemeinsam.

d) Aus angeblichen „Psilonotentonen" angegeben. Das Fundniveau gehört jedoch zur Angulata-Zone des Oberen Hettangium (Schwegler 1939: 201).

e) Möglicherweise tatsächlich ein Belemnit.

f) Slg. Budwill im Geologisch-Paläontologischen Institut und Museum der Universität Tübingen; IGPT Kat.-Nr. 1555/4. Nach seiner Morphologie ein Belemnitenphragmokon.

g–h) Fragliche, bisher unbestätigte Belemnitenfunde.

i) Das farbige Geländefoto eines tief ausgehöhlten Rostrums, eventuell ein echter Belemnit aus einer muschelführenden Kalksandsteinbank von Aalen-Fachsenfeld, wurde dem Verfasser 1979 von G. Werner (Aalen-Dewangen) freundlicherweise überlassen. Der Verbleib zweier, 1979 von ihm ebenda gefundenen, isolierten Rostrenfragmente und von Phragmokonen aus demselben Horizont ist nicht bekannt.

k) Dieser zweifelsohne belemnitische Phragmokon aus einer Schlämmprobe des Verfassers (Probe Tübingen 2a) stammt aus einem Tonstein ca. 50 cm unter oder über der Oolithenbank eines Rohrgrabens im Gewann „Wanne“ in Tübingen. Er wies etwa 5–6 winzige Kammern, einen Öffnungswinkel um 20° auf und war als Fragment nicht länger als 1 mm, kleiner als die ihn begleitenden Nuklei von ?*Schlotheimia* sp. Beim Zeichnen unter dem Mikroskop verlorengegangen.

3.4. Unteres Unter-Sinemurium (Bucklandi-Zone)

Bezeichnet als	Fundschicht	Fundort	Autor/Jahr
a) kleiner kegelförmiger Belemnit = *Belemnites calcar* Phillips	Schicht über Horizont mit *Ostrea liassica* Bucklandi-Zone	Weston bei Bath, England	Phillips 1869: 239; Philipps 1866: 38, Taf. 2, Fig. 5
b) *Belemnites acutus* Miller und *Belemnites penicillatus* Sowerby	„Lower Lias“	Antrim, Irland	Phillips 1866: 38
c) *Phragmoteuthis* sp. cf. *Phr. montefiorei* Buckman	Kupferfels, Bucklandi-Zone, *conybeari*-Subzone	Tübingen, Stadtteil Waldhausen, Württemberg	Riegraf 1982: 92, Textabb. 1b, 2b; Abb. 4 in vorliegender Arbeit
d) Armkrone von ?*Phragmoteuthis*	Sinemurium	Osteno, Lombardei	Pinna 1972
e) „Tentakelhaken eines Ammoniten“	„Arietenton“, Bucklandi- oder ?Semicostatum-Zone	Stuttgart-Vaihingen, Württemberg	Issler 1908: 97; Taf. 7, Fig. 366
f) *Nannobelus acutus* (Miller)	Top der Bucklandibank, Bucklandi-Zone	Bodelshausen bei Hechingen	vorliegende Arbeit: Anmerkung zu f)
g) Belemnitenphragmokone	Unteres Sinemurium	Omolon-Massiv, Nordsibirien	Sachs & Nalnjaeva 1970: 1975
h) Belemnitenphragmokone	Unteres Sinemurium	Westliches und Arktisches Kanada	Frebold 1967; Frebold & Little 1962; Jeletzky 1967

Anmerkungen:

c) Der stumpfe Öffnungswinkel von etwa 40° und die Größe des Phragmokons aus dem tieferen Abschnitt des Kupferfelses (= Spiratissimumbank) deuten höchstwahrscheinlich auf *Phragmoteuthis* aus der Verwandtschaft der *P. montefiorei* (Buckman 1880), weil bei Belemniten und liassischen *Atractites* solche großen Öffnungswinkel nicht bekannt und äußerst unwahrscheinlich sind.

d) Die vorzüglich erhaltene Armkrone läßt sich taxonomisch nicht sicher zuordnen, weil ihr Phragmokon, Rostrum und Proostracum fehlen.

e) Dieses Cephalopodenfanghäkchen aus einem nicht näher bezeichneten Niveau läßt sich aufgrund fehlender Merkmale keiner bestimmen Coleoidengruppe zuordnen.

f) Dieser unbestritten erste und häufigste Vertreter der echten Belemniten tritt im Schwäbischen Jura ziemlich selten erstmals im Bereich der tieferen Arietenkalke (Arietenpflaster) auf. Der Verfasser barg vor über 20 Jahren zwei sehr stumpf kegelförmige, relativ kurzscheidige, in grobspätigen Calcit umgewandelte, horizontierte Exemplare (Slg. RIEGRAF, WR Nr. 504). In tieferen Horizonten ist dieser Belemnit nach bisheriger Kenntnis im Schwäbischen Jura nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

h) Dabei handelt es sich wahrscheinlich um *Atractites*-Arten, deren Vorkommen im Unterjura der pazifischen Provinz viel wahrscheinlicher ist als das bisher nicht nachgewiesener echter Belemniten.

3.5. Oberes Untersinemurium (Semicostatum-Zone)

Ab hier finden sich Belemniten mit *Nannobelus acutus* (MILLER) (= *Belemnites brevis* DE BLAINVILLE 1825 pars; = *Belemnites baylei* MAYER-EYMAR 1883; = *Belemnites primus* QUENSTEDT 1848; = *Belemnites olifex* QUENSTEDT 1856; = ?*Belemnites oosteri* MAYER 1862) häufiger und regelmäßig, so in Großbritannien, Frankreich, Belgien, Luxemburg, Nord- und Süddeutschland, der Schweiz, Polen, Rumänien und Nordafrika (v. BÜLOW-TRUMMER 1920: 77–78; JOLY 1936: 43; MILLER 1826; PREDA 1970: 9ff.; RIEGRAF 1995a: 34–35).

DUMORTIER (1867: 109) sprach sogar von einer „Zone à *Belemnites acutus*“ im Sinemurium des Rhônegebiets. Lateral deutlicher komprimierte und langscheidigere Rostren aus der Semicostatum-Zone (schlanker als solche aus der Bucklandi-Zone) leiten zu späteren *Nannobelus*-Arten des Oberen Sinemurium über, so *N. liliputanus* (MAYER-EYMAR 1883) [= *N.* „*alveolatus*“ (QUENSTEDT/WERNER) in lit.] oder *N. secundus* (QUENSTEDT 1848) [= *N.* „*engeli*“ (WERNER) in lit.].

4. Zum Ursprung der Belemniten s. str.

Weiter oben sind die bisher bekannten Coleoideenfunde im Bereich Rhaetium/Hettangium aufgelistet. Die Evolution der Coleoideen in diesem Zeitbereich wird hier kurz zusammengefaßt und aktualisiert.

Die Familie Aulacoceratidae STOLLEY ist im alpinen Obernorium und Rhaetium mit *Prographularia* FRECH und *Austroteuthis* JELETZKY & ZAPFE vertreten (DOYLE 1993: 230). Die Grenze zum Unteren Jura überschritt sie nicht mehr und ist im außeralpinen Bereich der mitteleuropäischen Trias bis jetzt unbekannt.

Die Familie Xiphoteuthididae NAEF überschritt mit der Gattung *Atractites* GÜMBEL (= *Xiphoteuthis* HUXLEY, = *Chitinoteuthis* MÜLLER-STOLL, = ?*Chitinobelus* K. FISCHER) im alpinen Raum die Trias/Jura-Grenze. Sie reicht im alpin-mediterranen Bereich vom Norium bis zum Toarcium mit Schwerpunkt im Pliensbachium und Toarcium. Zu Ende des Toarcium starb die ganze Ordnung der Aulacocerida STOLLEY weltweit aus. *Atractites*-Funde, angeblich jünger als Toarcium (z. B. in DREYFUSS 1957; DOYLE 1993: 229), gehen nach heutiger Kenntnis auf Verwechslungen mit Belemnitenphragmokonen zurück.

Im Unter-, vor allem im Mittel- und Oberlias ist *Atractites* im alpin-mediterranen Bereich mit vielen Arten verbreitet und häufig (Südspanien, Nordafrika, Südschweiz, Tirol, Salzburger Alpen, Italien, Griechenland, Ungarn, Türkei, Kaukasus). Dabei erreichte die Gattung im Lias letztmalig beträchtliche Längen, die bei fast armdicken Rostren weit über einen Meter betragen haben dürften, Weichteile und Proostractum nicht mitgerechnet. Die meisten Arten wurden aus dem Pliensbachium und Toarcium beschrieben, aber nur wenige aus dem Hettangium und Sinemurium, z. B. *Atractites conspicillum* DI STEFANI 1887, aus dem Nordapennin (RIEGRAF 1995a: 23). Die Gattung drang aber vereinzelt und kurzzeitig in außeralpine Gebiete Chiles, Süd- und Ostfrankreichs, Südenglands und Südwestdeutschlands ein (Arten- und Gattungsübersicht in RIEGRAF 1995a).

Im deutschen Hettangium und Sinemurium sind daher einzelne, aus dem alpinen Raum verdriftete *Atractites*-Reste zu erwarten. Von den oben erwähnten nord- und süddeutschen Phragmokonen des Hettangium (DIEBEL 1941; HOFFMANN 1965; RIEGRAF 1982) könnten solche mit entsprechendem Öffnungswinkel zu mediterranen *Atractites*-Arten gehören. Eindeutige *Atractites* mit einem Alveolarwinkel (Öffnungswinkel des Phragmokons) von 5–12° befinden sich jedoch nicht darunter. Im Pliensbachium des epikontinentalen Lias findet sich *Atractites* kurzzeitig und verbreitet in Ost- und Südfrankreich, Südengland, SW-Deutschland (in Südwestdeutschland früher als „*Chitinoteuthis*“ bezeichnet).

Denkt man sich bei Aulacoceratidae oder Xiphoteuthididae den Phragmokon in der Länge gestaucht, so daß ein größerer Öffnungswinkel entsteht und die Kammerabstände verringert sind, und wandelt man das aragonitische Rostrum in ein calcitisches um, bekäme man einen Belemniten. Weitere, durchaus denkbare Voraussetzung wäre, daß sich das unterentwickelte Proostracum streckt und belemnitenartig wird.

Mit der Familie Loligosepiidae VAN REGTEREN-ALTENA, Gattung *Loligosepia* QUENSTEDT, taucht die große Gruppe jurassischer und kretazischer Teuthiden scheinbar ohne Vorläufer im Oberen Norium der Alpen auf (REITNER 1978). Bedingt durch Fundlücken liegen die nächsten Arten aus dieser Gattung erst im höheren Sinemurium Englands und Südwestdeutschlands vor (BUCKLAND 1837; REITNER & ENGESER 1981a; VOLTZ 1840). Jeder morphologische Hinweis auf eine Ableitung der Teuthiden von triadischen Vertretern der Aulacoceratidae, Xiphoteuthididae oder Belemnotheutididae fehlt bisher. Für eine Ableitung der Belemniten (ab Hettangium) von obernorischen Teuthiden gibt es keine morphologischen Hinweise.

Die Familie Belemnotheutididae v. ZITTEL (inkl. Phragmoteuthididae v. MOJSISOVICS) ist mit *Permoteuthis* ROSENKRANTZ 1946 und ?*Jeletzkya* JOHNSON & RICHARDSON 1968 bereits aus dem Perm Ostgrönlands und der USA bekannt (Diskussion in DOYLE et al. 1994: 7–8). Die Gattung *Phragmoteuthis* v. MOJSISOVICS beschrieb man aus dem Karnium der Alpen (BRONN 1859; v. MOJSISOVICS 1882), aus dem Sinemurium Südenglands (BUCKMAN 1880; CRICK 1902), Italiens (PINNA 1972) und aus dem Unteren Toarcium Südwestdeutschlands (QUENSTEDT 1849: 529, 550, 556, Taf. 36, Fig. 6–8, 14; RIEGRAF & REITNER 1979). Ein Teil oder alle der stumpfwinkligen Phragmokone mit mehr als 20–22° Öffnungswinkel aus dem deutschen Hettangium und Sinemurium sind vermutlich zu *Phragmoteuthis* zu rechnen. Ohne Reste des Gladius’ an solchen Phragmokonen läßt sich diese Gattung jedoch nicht sicher nachweisen.

Einige Vertreter der Belemnotheutididae v. ZITTEL sind ab dem Toarcium, aber nicht früher, in Nord- und Süddeutschland durch die etwas besser bekannten und vollständiger überlieferten *Belemnotheutis (Chitinobelus)* K. C. FISCHER 1981, *Belemnotheutis (Chondroteuthis)* BODE 1933 und *Belemnotheutis (Sueviteuthis)* REIT-

NER & ENGESER 1982 (revidiert durch RIEGRAF 1983) vertreten. Die Familie faßt als künstliche Sammelgruppe ziemlich heterogene, merkmalsarme, häufig nur fragmentarisch erhaltene Gattungen und Arten zusammen, die einen belemnitenähnlichen Phragmokon und ein mehr oder weniger belemnitenähnliches Proostracum sowie zehn gleichlange, häkchentragende Arme gemeinsam haben. Deshalb behandeln manche Autoren jede dieser oben genannten Untergattungen als selbständige Gattung oder schließen *Phragmoteuthis* v. MOJSISOVICS gar aus dieser Familie aus.

ERBEN (1964: L496, Fußnote) rechnet *Atractites breviconus* REIS 1907, *A. convergens* v. HAUER 1847, *A. conicus* v. MOJSISOVICS 1871, *A. ellipticus* v. MOJSISOVICS 1871, *A. giganteus* GEMMELLARO 1904, *A. meneghinii* SALOMON 1895 und *Zugmontites mojsisovicsi* REIS 1907 zur Ordnung Belemnitida GRAY (Belemniten s. str.). Sie stammen u. a. aus dem Wettersteinkalk (Oberes Anisium–Unteres Karnium), dem Marmolatakalk und der Grenzbitumenzone (Unteres Ladinium) der Alpinen Trias. *Eobelemnites caneyensis* FLOWER 1945, angeblich aus dem Karbon der USA, gilt heute unbestritten als mesozoischer Belemnitenphragmokon. Diese von ERBEN genannten, außerordentlich verschiedenen Arten mit cyrtochoanem Sipho gehören nach JELETZKY (1966) zur Ordnung Aulacocerida (*Mojsisovicsteuthis* JELETZKY 1966; *Breviconoteuthis* RIEBER 1973), ausgenommen *Eobelemnites*. In der Grenzbitumenzone (Unteres Ladinium) und den Raibler Schichten (Oberes Karnium) kommen gleichzeitig Arten der Ordnung Phragmoteuthidida, Gattung *Phragmoteuthis* v. MOJSISOVICS, vor (SUESS 1865; RIEBER 1970; 1973; 1974). Ihre ebenfalls belemnitenähnlichen Phragmokone sind bei unzureichender Erhaltung kaum von denen der oben genannten Aulacocerida zu unterscheiden. *Breviconoteuthis* RIEBER wurde ursprünglich als Vertreter der Phragmoteuthidida eingestuft (RIEBER 1974). Die taxonomische Diskussion um diese genannten Funde ist noch lange nicht abgeschlossen; bedeutsame Änderungen in ihrer Systematik sind zu erwarten.

Die Belemniten s. str. (Ordnung Belemnitida GRAY 1849, Unterordnung Belemnitina v. ZITTEL 1895) erscheinen demnach erst mit der Familie Passaloteuthididae NAEF ab dem tieferen Hettangium als Gattung *Schwegleria* (DOYLE 1993: 231; DOYLE et al. 1994: 8; SCHLEGELMILCH 1996) und mit *Nannobelus acutus* (MILLER) im Unteren Sinemurium. Nach heutiger Kenntnis gehören die Fanghäkchen aus der basalen Psilonotenbank von Bebenhausen (*Paraglycerites*) zu den ältesten bekannten Resten der Belemnitina v. ZITTEL (Belemniten s. str.). Daher ist eine Ableitung der Belemniten von mittel- und obertriadischen *Phragmoteuthis*-Arten am wahrscheinlichsten.

Bei *Phragmoteuthis* müßte sich dazu ein Armpaar zusätzlich in Tentakeln umbilden, sich die Seitenplatten am Proostracum zu dorsalen Randstreifen reduzieren und das calcitische Rostrum erstmalig entwickelt werden. Belemnitenphragmokone können ohne Gladius, Fangarme und Rostrum in der Regel kaum von denen anderer Coleoidea mit ähnlichem Öffnungswinkel unterschieden werden. Hinzu kommt, daß Belemnitenphragmokone im Bereich der ersten 10 Kammern einen Alveolarwinkel von 32–36° aufweisen, der sich im Laufe der Ontogenie auf etwa 18–25° verringert. Der relativ hohe Anfangswert entspricht dem adulter *Phragmoteuthis* und darf als Hinweis auf *Phragmoteuthis* als den mutmaßlichen Vorfahren gewertet werden.

Die einfache Siphonalstruktur (JELETZKY in HOFFMANN 1965) genügt nicht zu einer Bestimmung – sie ist in den genannten Gruppen zu wenig verschieden oder identisch.

Welche weiteren Anhaltspunkte liefert uns die Ontogenie jurassischer Belemniten als Hinweis auf deren Ursprung? Wenig: der Phragmokon mit Conothek ist gemeinsames Erbgut aller dibranchiaten Cephalopoden. Gladius und Fangarme sind bei zu wenigen Arten bekannt, als daß sie klare Hinweise auf eine Abstammung lieferten. Die Embryonalkammer? Sie varriiert nur wenig zwischen schüssel- oder napfförmig bei den Aulacoceratidae und blasenförmig bei Belemniten, Belemnotheutiden und ?Phragmoteuthiden. Sie könnte ein Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft der zuletzt genannten Gruppen sein.

Als Konvergenz zum aragonitischen Rostrum bestimmter Aulacoceraten ist das belemnitische Rostrum, ebenfalls gelegentlich mit Gefäßeindrücken, eine einzigartige Neubildung der eigentlichen Belemniten und von keiner triadischen Coleoidengruppe bekannt. Zwar dürfte das erste (Embryonal-)Rostrum mancher oder aller Belemniten aragonitisch-organisch aufgebaut gewesen sein, wie seine sparitische Kristallstruktur an vorzüglich erhaltenen Funden belegt [*Hibolithes semisulcatus* (v. Münster), Oxfordium, Lochengebiet bei Balingen, eig. Beob.]. Bei Bandel et al. (1984) wird auf diesen Umstand nicht eingegangen. Deren „Primordialrostrum" dürfte zur Conothek gehören (Bandel et al. 1984: 288, Abb. 22). Doch bereits im folgenden Wachstumsstadium wird das Rostrum sogleich in Form von Calcit abgeschieden.

Fazit: Eine Entscheidung über den Ursprung der Belemniten ist trotz zahlreicher Einzelfunde zwischen Norium und Unterem Sinemurium (siehe oben) anhand der Reihenfolge ihres stratigraphischen Erscheinens und der stratigraphischen Reichweite weiterhin äußerst problematisch. Im Bereich Rhaetium/Hettangium ist die Funddichte von Coleoidea im alpinen und epikontinentalen Raum im Vergleich zum alpinen Ladinium–Norium und epikontinentalen Sinemurium und Untertoarcium viel zu gering: Es fehlt an Fossillagerstätten mit außergewöhnlich gut erhaltenen Coleoideenfunden, wie man sie in der Grenzbitumenzone des Tessin (Unteres Ladinium), den obernorisch-rhätischen Zlambachmergeln (Nordalpen), dem Obersinemurium von Dorset, dem Unteren Toarcium Englands, Frankreichs und Deutschlands, dem englischen Oxford Clay (Callovium-Oxfordium) und den Nusplinger und Solnhofener Plattenkalken des Oberen Kimmeridgium und Unteren Tithonium in Süddeutschland kennt.

Der Ursprung der Ordnung Belemnitida Gray lag vermutlich in der Oberen Alpinen Trias: Aus paläogeographisch-faunistischen Gründen dürften ihre bisher unbekannten Vorläufer zusammen mit den ersten Vertretern der ebenfalls alpinen Ammonitengattung *Psiloceras*, im Hettangium aus der Tethys nach Südwestdeutschland eingewandert sein. Im Zuge der Unterjura-Transgression stellten sich hier zunehmend marine Verhältnisse ein, die die Ausbreitung von Coleoideen begünstigten.

Die hier beschriebenen Belemnitenfanghäkchen aus dem basalen Hettangium von Tübingen-Bebenhausen erhärten zusätzlich die stratigraphische Einstufung bisher bekannter Hettangium-Belemniten (Schlegelmilch 1996) und legen den Ursprung der Belemniten weiter zurück, d. h. in das Norium oder Rhaetium.

5. Literatur

Bandel, K., Engeser, T. & Reitner, J. (1984): Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **167**: 275–303, 29 Abb.; Stuttgart.

Bittner, A. (1881): Über die geologischen Aufnahmen in Judicarien und Val Sabbia. – Jb. kais. k. geol. Reichsanst. Wien, **31**: 219–370; Wien.

Blainville, H. M. Ducrotay de (1825): Mémoire sur les Bélemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. 136 S., 5 Taf.; Paris & Strasbourg (F. G. Levrault). – [Nachweislich bereits 1825, nicht erst 1827 erschienen]

Blake, H. F. (1876): Class Cephalopoda. – *In*: Tate, R. & Blake, J. F.: The Yorkshire Lias: 261–330, Taf. 2–8; London (J. van Voorst).

Bloos, G. (1976): Untersuchungen über Bau und Entstehung der feinkörnigen Sandsteine des Schwarzen Jura α (Hettangium u. tiefstes Sinemurium) im schwäbischen Sedimentationsbereich. – Arb. Inst. Geol. u. Paläont. Univ. Stuttgart, n. F., **71**: 1–269, 60 + XI Abb., 27 Taf.; Stuttgart.

Bode, A. (1933): *Chondroteuthis wunnenbergi* n. gen. n. sp., eine neue Belemnoideenform, in günstiger Erhaltung. – Jber. niedersächs. geol. Ver., **25**: 33–66, 3 Taf.; Hannover.

Böttcher, R. (1989): Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. – Stuttgarter Beitr. Naturkd., (B), **155**: 1–19, 19 Abb.; Stuttgart.

Brodie, P. B. (1869): The oldest British belemnite. – Geol. Mag. (1), **6**: 239–240; London.

Bronn, H. G. (1859): Nachtrag über die Trias-Fauna von Raibl. – N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd., **1859**: 39–45, Taf. 1; Stuttgart.

Bruun Christensen, O. (1995): Coleoidean arm hooks from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous, northern North Sea. – Europal, **8**: 58–59, 1 Abb.; Lyon. – [1995a]

– (1995): Mid-late Jurassic palaeoenvironment in the Northern North Sea, Norway, as characterised by macroflora and -faunal elements. – Geobios, Mém. spéc., **18**: 69–76; Lyon. – [1995b]

Buckland, W. (1837): Geology and mineralogy considered with reference to natural theology. Vol. 1–2. – *In*: Conybeare, W. D. (Hrsg.): An elementary course of theology, lectures in three parts. The Bridgewater treatises on the power, wisdom, and goodness of God as manifested in the creation. Treatise VI. – Bd. 1: 618 S., Bd. 2: 129 S., 69 Taf.; London (Pickering).

Buckman, J. (1880): On the *Belemnoteuthis Montefiorei*. – Proc. Dorset nat. Hist. antiquar. Field Club, **3** (1879): 141–143; Dorchester.

Bülow-Trummer, E. v. (1920): Cephalopoda dibranchiata. – *In*: Diener, C. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. 1: Animalia, Pars 11. 313 S.; Berlin (W. Junk).

Cadrobbi, M. (1940): Su di un nuove giacimento fossilifero del Retico lungo la strada Gardesana occidentale, in localitá Gola (Trentino meridionale). – Stud. Trent. Sci. nat., **21**: 165–189; Trento.

Chapuis, F. & Dewalque, G. (1854): Description des fossiles des terrains secondaires de la province de Luxembourg. – Mém. couronn. et Mém. savants étrang. Acad. r. Sci. Lett. beaux Arts Belg., **25** (1853): 1–325, 38 Taf.; Bruxelles. – [Auch als Buch: 303 S., 38 Taf.; Bruxelles (Hayez)]

Chun, C. (1906): Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. – Zool. Anz., **29**: 743–753, 5 Abb.; Leipzig.

– (1910): Die Cephalopoden. 1. Teil. Oegopsida. – *In*: Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898–1899. Bd. **18**. 401 S., 32 Ab., 61 Taf.; Jena (G. Fischer).

– (1915): Die Cephalopoden. 2. Teil. Myopsida. – *In*: Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898–1899. Bd. 18 [fortgesetzt von A. Brauer]. S. 405–552, 39 Abb., Taf. 62–95; Jena (G. Fischer).

Crick, G. C. (1902): Note on the type-specimen of *Belemnoteuthis montefiorei* J. Buckman, from the lower Lias-Shales between Charmouth and Lyme Regis, Dorset. – Proc. malacol. Soc. London, **5**: 13–16; London.

Dawkins, W. B. (1864): On the Rhaetic beds and White Lias of Western and Central Somerset. – Quart. J. geol. Soc. London, **20**: 396–412; London.

Dewalque, G. (1854): Note sur les divers étages qui constituent le Lias moyen et le Lias supérieur dans le Luxembourg et les contrées voisines. – Bull. Soc. géol. France, (2), **11**: 546–561, 1 Tab.; Paris.

Diebel, K. (1941): Ein Ölschiefer im Lias alpha bei Bielefeld. – Jb. Reichsst. Bodenforsch., **60** (1939): 155–196, Taf. 21–23; Berlin. – [Auch: Diss. Univ. Berlin 1940]

Doyle, P. (1993): Mollusca: Cephalopoda (Coleoidea). – *In*: Benton, M. J. (Hrsg.): The Fossil Record **2**: 229–236, 1 Tab.; London, Glasgow, New York etc. (Chapman & Hall).

DOYLE, P., DONOVAN, D. T. & NIXON, M. (1994): Phylogeny and systematics of the Coleoidea. – Palaeont. Bull. Univ. Kansas, n. S., **5**: 1–15, 4 Abb., 1 Tab.; Lawrence/Kansas.

DREYFUSS, M: (1957): Présence d'un céphalopode de la famille des Aulacocératidés dans l'Argovien des environs de Gornies (Hérault). – Bull. Soc. géol. France, (6), **7**: 61–65, 2 Abb., Taf. 7; Paris.

DUMORTIER, E. (1867): Lias inférieur. – *In*: Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône. 2ème Partie. 252 S., 50 Taf.; Paris (F. Savy).

EISENACK, A. (1939): Einige neue Annelidenreste aus dem Silur und dem Jura des Baltikums. – Z. Geschiebeforsch. Flachlandsgeol., **15**: 153–176, 13 Abb., Taf. A–C; Leipzig.

ENGEL, T. (1896): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 2. Aufl., 470 S., 102 Abb., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart). – [3. Aufl. (1908), 645 S., 270 Abb., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart)]

ENGESER, T. S. (1987): Neubearbeitung der von F. A. QUENSTEDT (1856–57) aus dem schwäbischen Jura beschriebenen Belemniten-Grosshaken (Mega-Onychiten). – Berliner geowiss. Abh., (A), **86**: 3–21, Abb., 2 Taf.; Berlin.

– (1988): Ein neuer Mikro-Onychit aus dem Untertoarcium von Wolfsburg (Norddeutschland). – Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg, **67**: 89–97, 1 Taf.; Hamburg.

ENGESER, T. S. & PHILLIPS, D. (1986): Redescription of two specimens previously recorded as fossil teuthids (Coleoidea, Cephalopoda.). – Bull. Brit. Mus. nat. Hist., **40**: 259–264, 5 Abb.; London.

ENGESER, T. S. & SUTHHOF, A. (1993): Onychiten (Belemniten-Armhaken) aus dem Barrême von Sarstedt (Niedersachsen). – Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg, **73**: 99–117, 1 Abb., 3 Taf.; Hamburg.

ERBEN, H. K. (1964): Bactritoidea. – *In*: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K. Mollusca 3. Cephalopoda – General features. Endoceratoidea – Actinoceratoidea – Nautiloidea – Bactritoidea: K491–K505, Abb. 352–361; Boulder/Colorado & Lawrence/Kansas (Geological Society of America & University of Kansas Press).

FABRE, G. (1903): [Observations sur *Belemnites Stoppanii* MAYER]. – Bull. Soc. géol. France, (4), **3**: 249–250; Paris.

FISCHER, A. G. (1947): A belemnoid from the late Permian of Greenland. – Medd. Grønland, **133/5**: 1–24, 6 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; København.

FISCHER, K. C. (1981): *Chitinobelus acifer* n. g. n. sp., ein ungewöhnlicher Belemnit aus dem Lias epsilon von Holzmaden. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1981**: 141–148, 4 Abb.; Stuttgart.

FISCHER-OOSTER, C. v. (1870): Neue Nachweise zur Erörterung des Alters des Taviglianaz-Sandsteines. – *In*: OOSTER, W. & FISCHER-OOSTER, C. (Hrsg.), Protozoe Helvetica. Mitteilungen aus dem Berner Museum der Naturgeschichte über merkwürdige Thier- und Pflanzenreste der schweizerischen Vorwelt, Bd. **2**, Abt. 2: 85–88; Genf & Basel (Georg).

FLOWER, R. H. (1945): A belemnite from a Mississippian boulder of the Caney Shale. – J. Paleont., **19**: 490–503, 1 Abb., Taf. 65; Tulsa/Oklahoma.

FREBOLD, H. (1967): Hettangian ammonite faunas of the Taseko Lakes area, British Columbia. – Bull. geol. Surv. Canada, **158**, 35 S., 9 Taf., 6 Abb.; Ottawa.

FREBOLD, H. & LITTLE, H. (1962): Palaeontology, stratigraphy and structure of the Jurassic rocks in Salmo map area, British Columbia. – Bull. geol. Surv. Canada, **81**: 1–31, 1 Abb., 2 Tab., 5 Taf.; Ottawa.

FRECH, F. (1890): Die Korallenfauna der Trias. Die Korallen der juvavischen Triasprovinz (Zlambachschichten, Hallstätter Kalke, Rhaet). – Palaeontographica, **37**: 1–116, 75 Abb., 21 Taf.; Stuttgart.

GEMMELLARO, G. G. (1904): I cephalopodi del Trias superiore della regione occidentale della Sicilia. – G. Sci. nat. econ. Palermo, **24**: 1–322, 30 Taf.; Palermo.

GRAY, J. E. (1849): Catalogue of the Mollusca in the collection of the British Museum. Part 1. Cephalopoda antepedia. VII + 164 S.; London (Spottiswoodes & Shaw).

HAAS, O. (1909): Bericht über neue Aufsammlungen in den Zlambachmergeln der Fischerwiese bei Alt-Aussee. – Beitr. Paläont. Österr.-Ungarn u. Orient, **22**: 143–167, Taf. 5–6; Wien & Leipzig.

Hauer, F. v. (1847): Neue Cephalopoden aus dem rothen Marmor von Aussee. – Naturwiss. Abh., **1** (1846–1847): 257–277, Taf. 7–9; Wien.

Hauff, R. B. (1985): Urweltmuseum Hauff Holzmaden. Sonderausstellung „Weichteilbelemniten" 1. Juni bis 31. Oktober 1985. 12 S., 12 Abb.; Holzmaden (Museum Hauff).

Haug, É. (1903): [Sur la date d'apparition des bélemnites]. – Bull. Soc. géol. France, (4), **3**: 245–247, 248–249; Paris.

Hennig, E. (1923): Geologie von Württemberg nebst Hohenzollern. – *In*: Handbuch der Geologie und Bodenschätze Deutschlands. II. Abt. **1**. Bd. VI + 383 S., 61 Abb., 9 Taf.; Berlin (Borntraeger).

Hoffmann, K. (1965): Ein *Atractites* (Dibranchiata, Belemnoidea, Belemnitidae) aus dem nordwestdeutschen Hettangium (Unterlias, *liasicus*-Zone, *laqueolus*-Subzone). Vorläufige Mitteilung. – Geol. Jb., **83**: 693–698; Hannover.

Hölder, H. (1973): Ein belemnitisches Proostracum aus dem Unteren Lias. – *In*: Miscellanea cephalopodica: 63–67, 1 Abb., Taf. 2, Fig. 7; Taf. 3. – Münster. Forsch. Geol. Paläont., **29**: 39–76, 10 Abb., 3 Taf.; Münster/Westf.

Howell, B. F. (1962): Worms. – *In*: Hass, W. H., Häntzschel, W., Fisher, D. W., Howell, B. F., Rhodes, F. H. T., Müller, K. J. & Moore, R. C.: Miscellanea. Conodonts, Conoidal Shells of Uncertain Affinities, Worms, Trace Fossils and Problematica. – *In*: Moore, R. C. (Hrsg.), Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part W: W144–W177, Abb. 85–108; New York & Lawrence/Kansas (Geological Society of America & University of Kansas Press). – [Reprint: 1966]

Issler, A. (1908): Beiträge zur Stratigraphie und Mikrofauna des Lias in Schwaben. – Palaeontographica, **55**: 1–104, 12 Abb., 7 Taf.; Stuttgart.

Jeletzky, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea. – *In*: Palaeontological Contributions of the University of Kansas. Bd. **42**. Mollusca. Art. 7. 162 S., 15 Abb., 25 Taf.; Lawrence/Kansas.

– (1967): Jurassic and (?)Triassic rocks of the eastern slope of Richardson Mountains, northwestern district of Mackenzie. – Pap. geol. Surv. Canada, **66**–30; Ottawa.

Jeletzky, J. A. & Zapfe, H. (1967): Coleoid and orthocerid cephalopods of the Rhaetian Zlambach Marl from the Fischerwiese near Aussee, Styria (Austria). – Ann. naturhist. Mus. Wien, **71**: 69–106, 1 Abb., 4 Taf.; Wien.

Johnson, R. G. & Richardson, E. S. jr. (1968): Ten-armed fossil cephalopd from the Pennsylvanian of Illinois. – Science, **159**: 526–528, 4 Abb.; New York.

Joly, H. (1936): Les fossiles du Jurassique de la Belgique. 2. Lias inférieur. – Mém. Mus. Hist. nat. Belg., **79**: 1–244, 2 Taf.; Bruxelles.

Kear, A. J., Briggs, D. E. G. & Donovan, D. T. (1995): Decay and fossilization of nonmineralized tissue in coleoid substance. – Palaeontology, **38**: 105–131, 9 Abb., 7 Tab.; London.

Keller, T. (1976): Magen- und Darminhalte von Ichthyosauriern des süddeutschen Posidonienschiefers. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1976**: 266–283, 11 Abb.; Stuttgart.

Kilian, W. (1903): [Observations sur les bélemnites]. – Bull. Soc. géol. France, (4), **3**: 249; Paris.

Kozur, H. (1967): Scolecodonten aus dem Muschelkalk des germanischen Binnenbeckens. – Mber. dtsch. Akad. Wiss. Berlin, **9**: 842–886, 1 Abb., Taf. 1–3; Berlin.

– (1970): Zur Klassifikation und phylogenetischen Entwicklung der fossilen Phyllodocida und Eunicida (Polychaeta). – Freiberger Forschh., (C), **260**: 35–81, 12 Taf.; Leipzig.

– (1971): Die Eunicida und Phyllodocida des Mesozoikums. – Freiberger Forschh., (C), **267**: 73–111, 17 Taf.; Leipzig.

Krystyn, L., Schäffer, G. & Schlager, W. (1971): Der Stratotypus des Nor. – *In*: Colloque du Jurassique méditerranéen Budapest, 3.–8. IX., 1969. – Ann. Inst. geol. Publ. hung., **54/2**: 607–629, 7 Abb.; Budapest.

Kuhn-Schnyder, E. (1963): I Sauri del Monte San Giorgio. – Arch. Storia Ticinese, **16**: 811–854, 38 Abb., 1 Tab., 10 Taf.; Bellinzona.

Kulicki, C. & Szaniawski, H. (1972): Cephalopod arm hooks from the Jurassic of Poland. – Acta palaeont. pol., **17**: 379–419, 9 Abb., Taf. 14–20; Warszawa.

Lepsius, R. (1878): Das westliche Süd-Tirol, geologisch dargestellt. 375 S., 1 Kt., 10 Taf.; Berlin (Hertz).

Lissajous, M. (1915): Quelques remarques sur les bélemnites jurassiques. – Bull. Soc. Hist. nat. Mâcon, **1915/6**: 1–32, 3 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Mâcon.

– (1925): Répertoire alphabétique des bélemnites jurassiques précédé d'un essai de classification. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **8/7**: 1–173, 23 Abb., 1 Tab.; Lyon.

Martin, J. (1865): Zone à *Avicula contorta* ou étage Rhaetien. État de la question. Mém. Acad. Sci. hist. nat. Dijon, **12**: 1–292, 1–19, 3 Taf.; Paris.

Mayer, C. (1862): Neue Belemnitenarten aus dem mittleren Sinémurien (Arietenkalk) der Blumensteiner Allmend, im Berner Oberland. – Verh. Schweiz. naturforsch. Ges., **46**: 138–139; Luzern.

– (1864): Diagnose de deux bélemnites nouvelles. – J. Conchyl., **12** (Ser. 3, **4**): 75–76; Paris.

– (1866): Diagnose de bélemnites nouvelles. – J. Conchyl., **14** (3. Ser., **6**): 358–369; Paris.

Mayer-Eymar, K. (1883): [Die Grundzüge der Classification der Belemniten]. – Z. dtsch. geol. Ges., **35**: 640–643; Berlin.

Miller, J. S. (1826): Observations on belemnites. – Trans. geol. Soc. London, (2), **2** (1826–1829): 45–62, Taf. 7–9; London.

Mojsisovics von Mojsvar, E. v. (1871): Über das Belemniten-Geschlecht *Aulacoceras* Fr. v. Hauer. – Jb. kais. k. Reichsanst. Wien, **21**: 41–57, 4 Taf.; Wien.

– (1882): Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. – Abh. kais. k. geol. Reichsanst. Wien, **10**: 1–322, 94 Taf.; Wien.

– (1902): Das Gebirge um Hallstatt. 1. Abth. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Supplement. – Abh. kais. k. geol. Reichsanst. Wien, **6**/Suppl.-H.: 175–356, 8 Abb., 23 Taf.; Wien.

Naef, A. (1921–1923): Die Cephalopoden. – *In*: Fauna e flora del Golfo di Napoli. 35. Monographie. Teil 1 (Systematik, Embryologie). Bd. **1**. XII + 863 S., 473 Abb., 19 Taf.; Berlin (Friedländer).

– (1928): Die Cephalopoden. – *In*: Fauna e flora del Golfo di Napoli. 35. Monographie. Parte 1 (Systematik, Embryologie). Bd. **2**. 357 S., 142 Abb., 37 Taf.; Berlin, Rom (Friedländer & Bardi).

Oppel, A. (1856): Über einige Cephalopoden der Juraformation Württembergs. 2. *Ammonites planorbis* Sow. (*psilonotus* Quenst.) mit erhaltenem Aptychus. – Jb. Ver. vaterl. Naturkd. Württemb., **12**: 107–108; Stuttgart.

– (1856): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands, nach ihren einzelnen Gliedern eingetheilt und verglichen. Teil 1. – Jh. Ver. vaterl. Naturkd. Württemb., **12**: 121–556; Stuttgart. – [Als Separat: 438 S. (1856), Stuttgart (Ebner & Seubert)]

Peyer, B. (1955): *Helveticosaurus zollingeri* n. gen. n. sp. – *In*: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. – Abh. Schweiz. paläont. Ges., **72**: 3–50, 12 Abb., 5 Taf.; Basel.

Pfeffer, E. (1942): Beiträge zur Petrographie der schwäbischen Rhät- und Lias-Sandsteine. – Diss. tech. Hochsch. Stuttgart. – [Mskr.]

Pfeffer, G. (1908): Die Cephalopoden. – *In*: Brandt, K. & Apstein, C. (Hrsg.); Nordisches Plankton, Bd. 2, Teil 9, Nr. 4, 116 S.; Kiel & Leipzig (Lipsius & Tischer).

Phillips, J. (1866): A monograph of British belemnitidae. Part 2. – Monogr. palaeont. Soc., **18** (1864): 29–52, Abb. 16–21, Taf. 1–7; London.

– (1869): The oldest British belemnite. – Geol. Mag., (1), **6**: 239; London.

Pinna, G. (1972): Rinvenimento di un raro cefalopode coleoidea nel giacimento sinemuriano di Osteno in Lombardia. – Atti Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. Storia nat. Milano, **113**: 141–149, 1 Taf.; Milano.

Pollard, J. E. (1968): The gastric contents of an Ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. – Palaeontology, **11**: 376–388, 1 Abb., Taf. 72–73; London.

Preda, I. (1970): Fauna de belemniti jurasici de la Rosia (Muntii Padurea Craiului). – Ann. Univ. Bucureşti, (Geol.), **19**: 9–14, 5 Taf.; Bucureşti.

Quenstedt, F. A. (1839): *Loligo Bollensis* ist kein Belemniten-Organ. – N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd., **1839**: 156–167, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1845–1849): Petrefaktenkunde Deutschlands. 1. Abt. 1 Bd. Cephalopoden. 580 S., 36 Taf.; Tübingen (Fues).

– (1856–1857): Der Jura. 1–208, Taf. 1–24 (Juli 1856), 209–368, Taf. 25–48 (Dez. 1856), 369–576 (April 1857), 577–842, Taf. 73–100 (Okt. 1857). 1. Aufl. 842 S., 100 Taf., 3 Farbtaf.; Tübingen (Laupp).

Regteren-Altena, C. O. van (1949): Systematic catalogue of the palaeontological collection. 6. Suppl. (Teuthoidea). – Arch. Mus. Teyler, (3), **10**: 53–62, 1 Abb., 1 Taf.; Haarlem.

Reis, O. M. (1907): Eine Fauna des Wettersteinkalkes. 2. Teil: Nachtrag zu den Cephalopoden. – Geogn. Jh., **18** (1905): 113–152, 19 Abb., 4 Taf.; München.

Reitner, J. (1978): Ein Teuthiden-Rest aus dem Obernor (Kössener Schichten) der Lahnewies-Neidernachmulde bei Garmisch-Partenkirchen (Bayern). – Paläont. Z., **52**: 205–212, 6 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1986): *Acanthoteuthis leichi* n. sp. (Cephalopoda) aus dem Untertithonium von Solnhofen (Bayern). – Archaeopteryx, **4**: 19–25, 9 Abb.; Eichstätt.

Reitner, J. & Engeser, T. S. (1981): Phylogenetic trends in phragmocone-bearing Coleoids (Belemnomorpha). – *In*: Sonderforschungsbereich „Paläökologie“ (SFB 53), Tübingen. Bericht 1979–1981, Teil 2: 451–457; Tübingen (Institut für Geologie und Paläontologie der Universität). – [1981a]

Reitner, J. & Engeser, T. (1981): Eine neue Teuthiden-Art aus dem unteren Sinemurium (Lias alpha 3, „Ölschiefer“) von Dußlingen bei Tübingen (Baden-Württemberg). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1981**: 425–430, 5 Abb.; Stuttgart. – [1981b]

Reitner, J. & Engeser, T. (1982): Zwei neue Coleoidea-Arten aus dem Posidonienschiefer (Untertoarcium) aus der Gegend von Holzmaden (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkd., (B), **84**: 1–19, 6 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.

Reitner, J. & Urlichs, M. (1983): Echte Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **165**: 450–465, 6 Abb.; Stuttgart.

Rieber, H. (1970): *Phragmoteuthis*? *ticinensis* n. sp., ein Coleoidea-Rest aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). – Paläont. Z., **44**: 32–40, 3 Abb., Taf. 3–4; Stuttgart.

– (1973): Cephalopoden aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). – Schweiz. paläont. Abh., **93**: 1–96, 22 Abb., 13 Tab., 17 Taf.; Basel.

– (1974): *Breviconoteuthis breviconus* (Reis), ein Phragmoteuthide aus der Mittleren Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1974**: 415–421, 5 Abb.; Stuttgart.

Riegraf, W. (1980): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 7. – Palaeontographica, (A), **169**: 128–206, Abb. 130–187, Taf. 1–4; Stuttgart.

– (1982): New Coleoidea from the Lower Jurassic of Southwest Germany. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1982**: 91–97, 2 Abb.; Stuttgart.

– (1983): Über *„Sueviteuthis“ zellensis* Reitner & Engeser, 1982 (Coleoidea) aus dem Untertoarcium von Südwestdeutschland. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **165**: 502–507, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1985): Mikrofauna, Biostratigraphie und Fazies im Unteren Toarcium Südwestdeutschlands und Vergleiche mit benachbarten Gebieten. – Tübinger mikropaläont. Mitt., **3**: 1–233, 33 Abb., 12 Taf.; Tübingen. – [Auch: Diss. Univ. Tübingen (1985)]

– (1995): Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). – *In*: Westphal, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 133. 411 S.; Amsterdam & New York (Kugler). – [1995a]

– (1995): Radiolarien, Diatomeen, Cephalopoden und Stratigraphie im pelagischen Campanium Westfalens (Oberkreide, NW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **197**: 129–200, 22 Abb., 2 Tab.; Stuttgart. – [1995b]

Riegraf, W. & Hauff, R. B. (1983): Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **165**: 466–483, 5 Abb.; Stuttgart.

Riegraf, W. & Reitner, J. (1979): Die „Weichteilbelemniten“ des Posidonienschiefers (Untertoarcium) von Holzmaden (Baden-Württemberg) sind Fälschungen. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1979**: 291–304, 14 Abb.; Stuttgart.

RIEGRAF, W. & SCHMITT-RIEGRAF, C. (1995): Mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi). – *In*: WESTPHAL, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 134. 219 S., 43 Taf.; Amsterdam & New York (Kugler).

RIEGRAF, W., WERNER, G. & LÖRCHER, F. (1984): Der Posidonienschiefer – Caphalopodenfauna, Biostratigraphie und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias ε). 195 S., 50 Abb., 12 Taf.; Stuttgart (Enke).

ROSENKRANTZ, A. (1946): Krogbaerende cephalopoder fra Ostgrønlands Perm. – Medd. dansk. geol. Foren., **11**: 160–161, 10 Abb.; København.

ROSENKRANZ, D. (1967): Geologische Kartierung der östlichen Frickenhofer Höhe zwischen Horn, Abtsgmünd und Untergröningen. – Diplomarb. Univ. Tübingen, 93 S., 5 Beil.; Tübingen. – [Mskr.]

SACHS, V. N. & NALNJAEVA, T. I. (1970): Lower and Middle Jurassic belemnites from the northern USSR. Nannobelinae, Passaloteuthinae und Hastitidae. – Trudy Inst. Geol. Geofiz. sibirsk. Otdel. Akad. Nauk SSSR, **110**: 1–228, 62 Abb., 48 Tab., 22 Taf.; Leningrad (Nauka). – [Russisch]

SALOMON, W. (1895): Geologische und palaeontologische Studien über die Marmolata. – Palaeontographica, **42**: 1–210, 14 Abb., Taf. 1–8; Stuttgart.

SASLAVSKAYA, N. M. (1989): On the taxonomic position of *Paraglycerites* EISENACK, 1939 and *Arites* KOZUR, 1967. – Trudy Inst. Geol. Geofiz. sibirsk. Otdel. Akad. Nauk SSSR, **732**: 104–109; Novosibirsk. – [Russisch]

SCHLEGELMILCH, R. (1996): Neubearbeitung der Belemniten aus dem Hettangium von Nürtingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkd., (B), **237**, 17 S., 1 Abb., 2 Taf., 4 Tab.; Stuttgart.

SCHLOZ, W. (1972): Zur Bildungsgeschichte der Oolithenbank (Hettangium) in Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, n. F., **67**: 101–212, Taf. 19–36, 40 Abb., 11 Tab.; Stuttgart. – [Auch: Diss. Univ. Stuttgart 1972]

SCHWEGLER, E. (1939): Belemniten aus den Psilonotentonen Schwabens. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., **1939**: 200–208, 3 Abb.; Stuttgart.

– (1949): Vorläufige Mitteilung über Grundsätze und Ergebnisse einer Revision der Belemnitenfauna des Schwäbischen Jura. – N. Jb. Mineral. Geol. Paläont., Mh., (B), **1949**: 294–306, 1 Abb.; Stuttgart.

– (1960): Über die Belemniten des Schwäbischen Jura. – Aus der Heimat, **68**: 62–75, 20 Abb.; Öhringen.

– (1962): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 2. – Palaeontographica, (A), **118**: 1–22, 12 Abb.; Stuttgart.

SEILACHER, A. (1970): Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1970**: 34–39; Stuttgart.

SEILACHER, A., REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. (1985): Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. – *In*: WHITTINGTON, H. B. & CONWAY MORRIS, S. (Hrsg.): Extraordinary fossil biotas: their ecological and evolutionary significance. – Phil. Transact. r. Soc. London, (B), **311**: 5–23, 11 Abb., 1 Taf.; London.

SEILACHER, A. & WESTPHAL, F. (1971): „Fossil-Lagerstätten“. – *In*: MÜLLER, G. (Hrsg.): Sedimentology of parts of Central Europe. Guidebook 8th International sedimentological Congress 1971, Heidelberg: 327–335, 5 Abb.; Frankfurt a. Main (Kramer).

STEFANI, C. DI (1887): Lias inferiore ad Arieti dell' Appennino settentrionale. Parte 2: Osservazioni paleontologiche. – Atti Soc. tosc. Sci. nat., Mem., **8**: 42–76; Pisa.

STOPPANI, A. (1860–1865): Géologie et paléontologie des couches à *Avicula contorta* en Lombardie. 267 S., 60 Taf.; Milano.

SUESS, E. (1865): Über die Cephalopoden-Sippe *Acanthoteuthis* R. WAGN. – Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-phys. Kl., **51**: 225–244, 4 Taf.; Wien.

TATE, R. (1869): On the oldest British belemnite. – Geol. Mag., (1), **6**: 166–167, 1 Abb.; London.

TERQUEM, O. & PIETTE, E. (1865): Le Lias inférieur de l'est de la France. – Mém. Soc. géol. France, (2), **8**: 1–175, 18 Taf.; Paris.

Thiele, J. (1935): Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Bd. **2**. Teil 3. 1. Aufl., 244 S. (S. 779–1022); Jena (G. Fischer). – [Neudruck der 1. Aufl.: V + 375 S. (S. 779–1154); Amsterdam (A. Asher) 1963]

Voltz, P. L. (1840): Observations sur les *Belopeltis* ou lames dorsal des Bélemnites. – Mém. Soc. Mus. hist. nat. Strasbourg, **3** (1840–1841): 1–38, 5 Taf.; Strasbourg.

Wild, R. (1973): *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). – *In*: Kuhn-Schnyder, E. & Peyer, B. [Hrsg.], Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. – Schweizer paläont. Abh., **95**: 1–162, 101 Abb., 9 Tab., 20 Taf.; Basel.

Will, H.-J. (1969): Untersuchungen zur Stratigraphie und Genese des Oberkeupers in Nordwestdeutschland. – Beih. geol. Jb., **54**: 1–240, 50 Abb., 4 Taf.; Hannover.

Zittel, K. A. v. (1895): Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie). 1. Aufl., 971 S., 2048 Abb.; München & Berlin (Oldenbourg).

Anschrift des Verfassers:
Dr. Wolfgang Riegraf, Brüggefeldweg 31, D-48161 Münster i. Westf., Germany.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

QE
1
S937
NH

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 240	10 pp., 4 figs.	Stuttgart, 31. 7. 1996

Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart

4. The earliest German chimaeroid

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

By Christopher J. Duffin, Sutton

With 4 figures

Abstract

Articulated lower toothplates ("mandibular" toothplates) with only the mesial angles missing are described from the *Amaltheus* Shale (*Pleuroceras spinatum* Zone) of the Pliensbachian (Early Jurassic) of Unterstürmig in Bavaria. The tooth plates are large and laterally expanded with 3 tritors on the occlusal surface. The short symphyseal tritor is inferred from hypermineralised tissue in the broken symphyseal margin of the right lower toothplate. The outer tritor is posteriorly placed, elongate in shape and fused with the median tritor lingually.

The presence of 3 tritors is confined to *Brachymylus* and *Ischyodus quenstedti*. The Pliensbachian material is tentatively referred to *Brachymylus* as *B. latus* n. sp. and represents the oldest chimaeroid remains from Germany. The left lower toothplate has been subject to post-mortem biting by an unknown scavenger.

Résumé

On décrit ici des pavés dentaires inférieurs en connexion (pavés "mandibulaires") provenant des Schistes à Amalthées (Zone à *Pleuroceras spinatum*) du Pliensbachien (Jurassique inférieur) de Unterstürmig en Bavière. Seuls manquent les angles mésiaux. Les pavés dentaires sont de grande taille, et très développés latéralement. Ils possèdent 3 zones trituratrices sur la face occlusale. L'aire trituratrice symphysaire est courte, et sa présence déduite à partir de tissu hyperminéralisé sur le bord symphysaire brisé du pavé inférieur droit. L'aire trituratrice externe est en position postérieure, de forme allongée, et fusionnée lingualement avec l'aire trituratice médiane.

La présence de 3 structures trituratrices est caractéristique de *Brachymylus* et d' *Ischyodus quenstedti*. Les spécimens du Pliensbachien sont rapportés, à titre d'essai, à *Brachymylus*, représentant une espèce nouvelle, *B. latus* n. sp. Ce sont les plus anciens Chiméroïdes connus d'Allemagne. Le pavé dentaire inférieur gauche a été l'objet de morsure post mortem par un prédateur non identifié.

Zusammenfassung

Aus dem Amaltheen-Ton (Spinatum-Zone, Pliensbachium, Unterjura) von Unterstürmig in Bayern werden zwei artikulierte untere Zahnplatten („Mandibular"-Zahnplatten) beschrieben. Bis auf die mesialen Spitzen sind sie vollständig erhalten. Die Zahnplatten sind groß und breit mit je drei Reibeflächen auf der occlusalen Oberfläche. Die Existenz der kurzen symphysealen Reibeflächen, die auf den fehlenden Spitzen lagen, ist durch das hypermineralisierte Gewebe belegt, das auf der Bruchfläche am symphysealen Rand der rechten Zahnplatte zu sehen ist. Die äußere Reibefläche liegt hinten, ist von länglicher Gestalt und lingual mit der mittleren Reibefläche verbunden.

Die Existenz von drei Reibeflächen ist beschränkt auf die Gattung *Brachymylus* und die Art *Ischyodus quenstedti.* Das Material aus dem Pliensbachium wird vorläufig der Gattung *Brachymylus* als *B. latus* n. sp. zugeordnet. Die Art repräsentiert den bisher ältesten Nachweis der Chimaeroidei aus Deutschland. Die linke Zahnplatte zeigt Bißspuren eines unbekannten Aasfressers.

1. Introduction

Mesozoic holocephalans belong to three suborders:

1. Squalorajoidei (Sinemurian only) containing 1 genus (Britain and Italy; PATTERSON, 1965; DUFFIN, 1992).
2. Myriacanthoidei (Rhaetian to Kimmeridgian) containing 8 genera.
3. Chimaeroidei (Pliensbachian to Recent) containing around 20 genera.

The earliest chimaeroid recorded to date is *Eomanodon simmsi* WARD & DUFFIN, 1989 from the Pliensbachian (*margaritatus* Zone, Early Jurassic) of Gloucestershire, England. This genus, known only on the basis of an isolated posterior upper ("palatine") toothplate, resembles "*Ganodus*" from the Middle Jurassic (Bathonian). The arrangement of tritors and shape of the toothplates in this group contrasts strongly with that of *Ischyodus* and other edaphodontids, whose earliest records are *Ischyodus ferrugineus* RIESS, 1887, *I. personati* (QUENSTEDT, 1852), *I. bifurcati* (QUENSTEDT, 1887) and *I. aalensis* (QUENSTEDT, 1852) from the Upper Aalenian of Aalen, Germany.

The purpose of this present paper is to describe new material from the Pliensbachian of Bavaria, southern Germany, which represents the oldest German occurrence of the Chimaeroidei.

Previous papers in this series are DUFFIN (1983a, 1983b, 1995), forming part of a wider review of Mesozoic holocephalan fossils.

2. Systematic Palaeontology

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Subclass Holocephali BONAPARTE, 1832
Order Chimaeriformes PATTERSON, 1965
Suborder Chimaeroidei PATTERSON, 1965
Family Callorhynchidae GARMAN, 1901

Genus *Brachymylus* WOODWARD, 1892

Type species: *Brachymylus altidens* WOODWARD, 1892 (Callovian to Oxfordian of Peterborough, England; WARD & MACNAMARA, 1977).

Brachymylus latus n. sp.
Figs., 2, 3, 4a

Holotype: SMNS 80008, two associated lower toothplates („mandibulars"); Figs. 2, 3.

Type locality: A working brick pit at Unterstürmig, 8 km north of Forchheim, Upper Franconia, Bavaria (Fig. 1) and 38 km north of Nürnberg. Topographic map 1 : 25 000, sheet no. 6232 Forchheim; grid reference R 4431932, H 5517120. A general account of the geology of the area is given by KRUMBECK (1956). This is locality 9 of GOETZE & MAYER (1972).

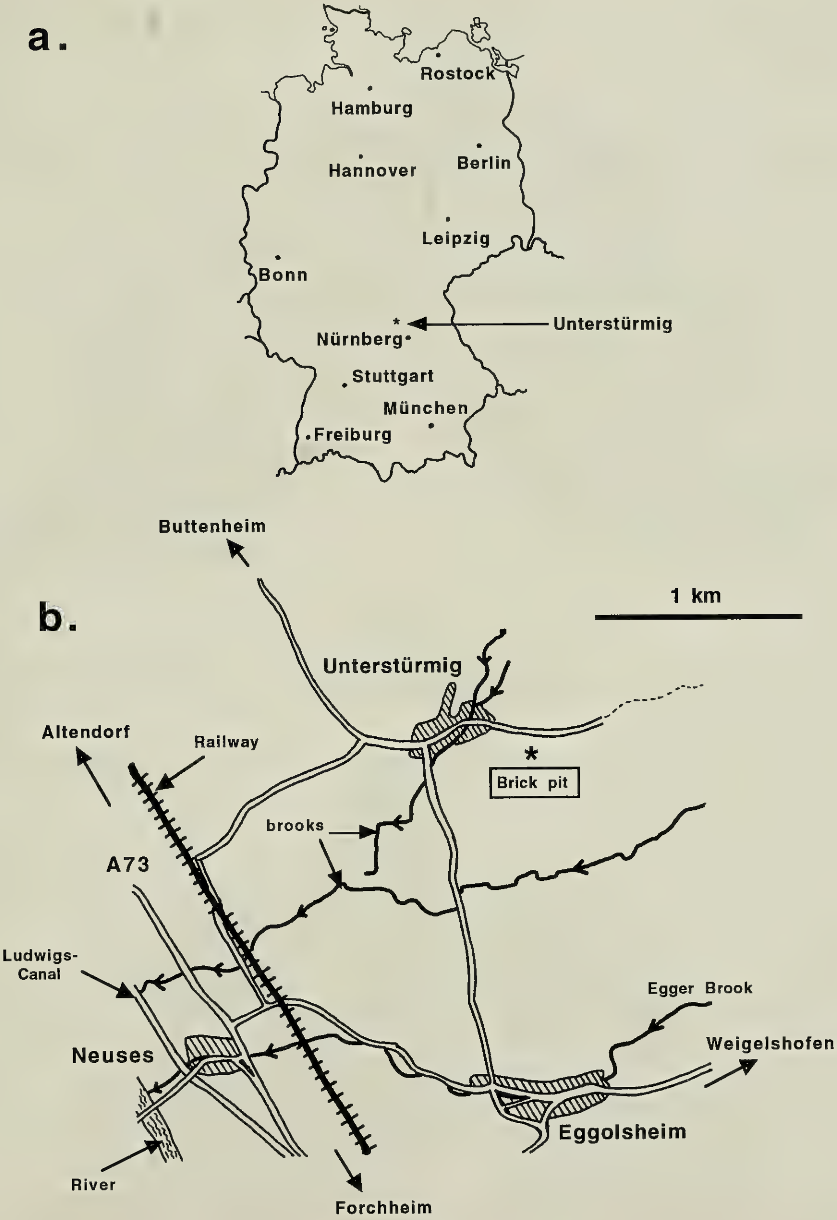

a.
Rostock
Hamburg
Hannover
Berlin
Leipzig
Bonn
Unterstürmig
Nürnberg
Stuttgart
München
Freiburg
Buttenheim
b.
1 km
Unterstürmig
Altendorf
Railway
Brick pit
brooks
A73
Ludwigs-Canal
Egger Brook
Weigelshofen
Neuses
Eggolsheim
River
Forchheim

Fig. 1. Sketch maps to show the location of Unterstürmig Brick Pit, Franconia, Bavaria, southern Germany. a: Germany (whole country), b: Unterstürmig (detail).

Type horizon: *Amaltheus* Shale, *Pleuroceras spinatum* Zone, Upper Pliensbachian, Early Jurassic.

Derivation of name: from the Latin "latus" (= wide) referring to the laterally expanded shape of the toothplates.

Finder: TRAUGOTT HAUBOLD, Ansbach.

Diagnosis. – Species of *Brachymylus* known only from large, articulated lower toothplates which are laterally expanded. The symphyseal tritor is small. The elongate outer tritor is located centrally and fused lingually with the rhomboid median tritor.

Description. – The specimen comprises both lower toothplates ("mandibular"), fully articulated, but extensively overgrown by marcasite (Fig. 2).

The left lower tooth plate exposes the greater part of the occlusal and basal surfaces. The basal surface is also available in the right lower tooth plate. The mesial angle is missing, however, and the lingual (growing) face is obscured by marcasite in both toothplates. The occlusal surface of the right lower tooth plate is extensively overgrown.

The left lower toothplate measures 55 mm along the lingual border, 46 mm along the symphyseal border and 91 mm diagonally from the mesial to the distal angle. The labial margin is slightly sinuous, and the toothplate as a whole is laterally expanded.

Although the mesial angle is missing, the broken surface of this and the broken symphyseal surface of the right lower toothplate indicate the presence of vascular pleromin running forward from the fracture. Therefore there must have been an anterior inner tritor close to the mesial angle. The erupted expression of this tritor on the occlusal surface must have been relatively short, since only the mesial angle is missing in this specimen.

The symphyseal margin is straight anteriorly before curving away from the symphysis posteriorly. It is surmounted by a prominent but narrow ridge. There is no posterior inner tritor.

The labial margin has a single shallow embayment. The single outer tritor is elongate (31 mm long) and narrow. It is fused to the median tritor in the central part of the toothplate. The median tritor itself is rhomboid in shape, measuring 20 mm wide and 10 mm long (anteroposteriorly).

The symphyseal margin is convex occlusobasally. The basal surfaces of the toothplates show well developed descending laminae lying in the same plane as the basal surface. They are covered with glossy tissue in which well defined growth lines are discernible.

The right lower toothplate shows some interesting features; the superficial glossy tissue covering the labial descending lamina has been punctured in several places (Fig. 3). The glossy tissue has been forced into the puncture as might be expected from a biting episode. At least two sets of puncture marks are arranged in pairs. The perforations are circular and measure around 0.8 mm in diameter with a separation of 1 mm and 2 mm respectively. It is likely that the punctures are due to post-mortem biting by a small benthonic scavenger of unknown identity.

3. Discussion

The descending laminae in the toothplates described above are unlike those of myriacanthoids. In this group, the laminae project approximately normal to the basal surface of the toothplate, while in the German specimens they lie in the same

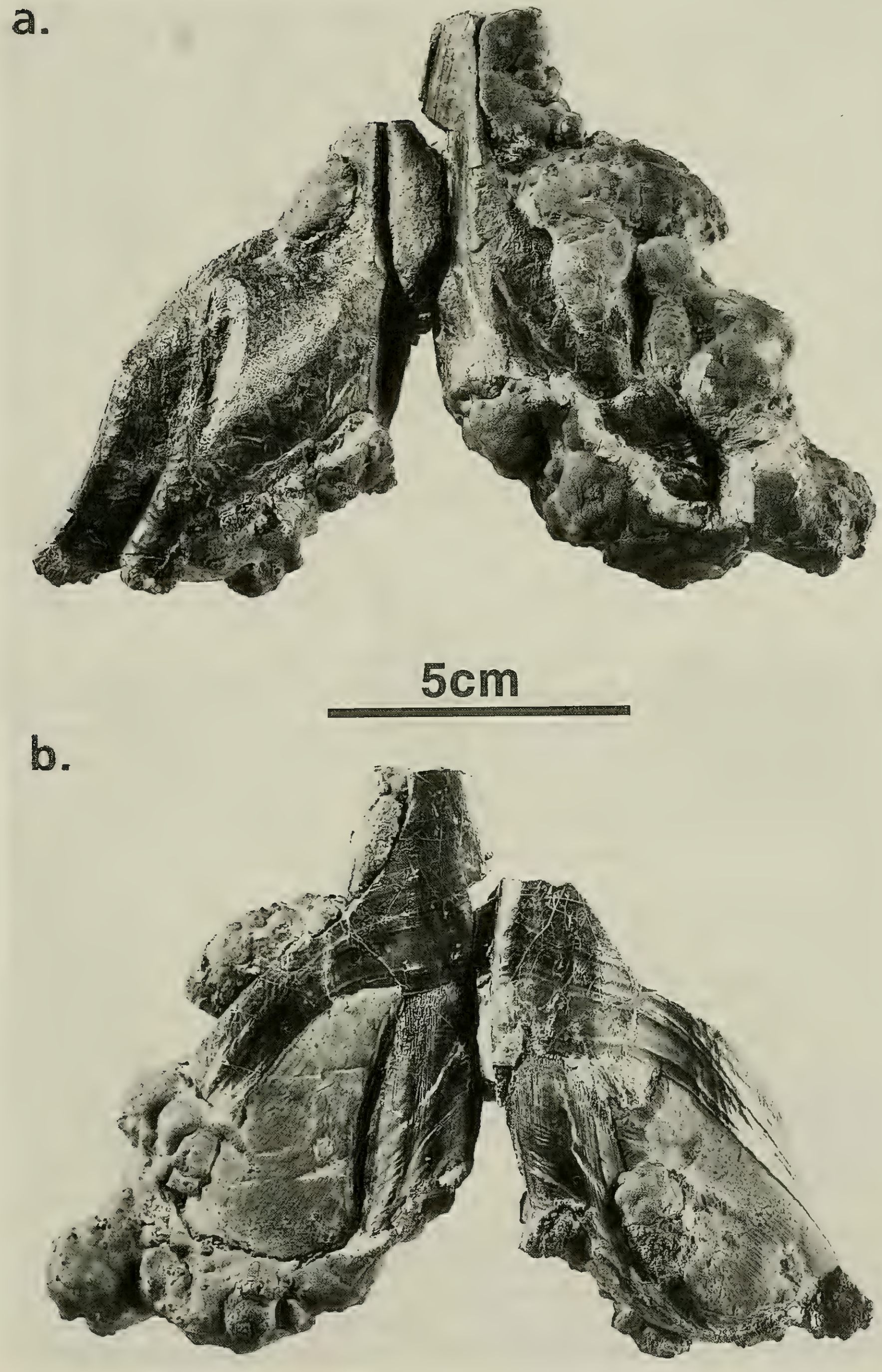


Fig. 2. The holotype (SMNS 80008) of *Brachymylus latus* n. sp. from the Pliensbachian (Early Jurassic) of Unterstürmig, Bavaria. Articulated lower toothplates; a: occlusal view; b: basal view.

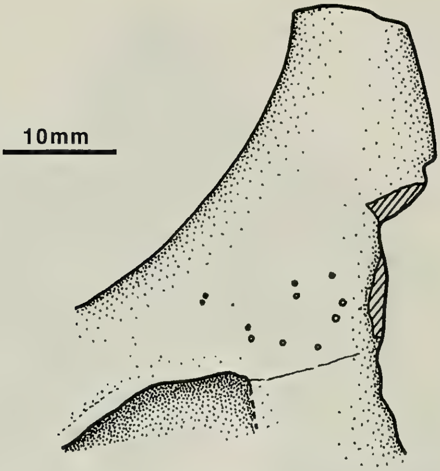


Fig. 3. Camera lucida drawing of SMNS 80008 to show bite marks on the descending laminae of the left lower toothplate.

plane as the basal surface, from which they are separated by a narrow crevice. This conformation is typical of chimaeroids belonging to the *Callorhynchus* morphotype (PATTERSON, 1992). Chimaerids, by contrast, have much reduced descending laminae.

Mesozoic callorhynchids are limited in diversity and comprise the following genera: *Brachymylus, Pachymylus, "Ganodus", Ischyodus* and *Bathytheristes. Bathytheristes* (Toarcian, Holzmaden; DUFFIN, 1995) is known only from an upper posterior tooth plate, and so cannot be meaningfully compared with the Pliensbachian material.

Brachymylus altidens WOODWARD, 1892 (Callovian to Oxfordian of Britain; WARD & MACNAMARA, 1977), like the German material described above, possesses 3 tritors (Fig. 4d). A large symphyseal tritor runs the greater part of the length of the symphyseal margin. The median tritor is ovoid and centrally placed, occupying the posterior two-thirds of the oral or functionally occlusal surface of the toothplate. The elongate outer tritor is positioned along the labial margin of the toothplate. *Brachymylus minor* WOODWARD, 1892, however, has a much smaller anterior inner tritor and larger outer tritor. The symphyseal tritor in the German specimen cannot be as large as that in *B. altidens.* Furthermore, the Pliensbachian toothplates are much more robust and laterally expanded in comparison to the much more slender, elongate material from the British Callovian. The tritors all arise from a single mass of hypermineralised tissue in the body of the toothplate in *Brachymylus*; overgrowth by marcasite prevents assessment of this character in the German specimens. *Brachymylus bogolubovi* AVERIANOV, 1992 (Middle Volgian, Late Jurassic of Russia) is known only on the basis of upper anterior ("vomerine") toothplates and so cannot be compared with the German material.

The lower toothplates of *Pachymylus leedsi* WOODWARD, 1892 (Callovian to Oxfordian of England) differ considerably from those of *B. latus.* The symphyseal tritor is elongate; the elongate median tritor contacts the labial margin, and the outer

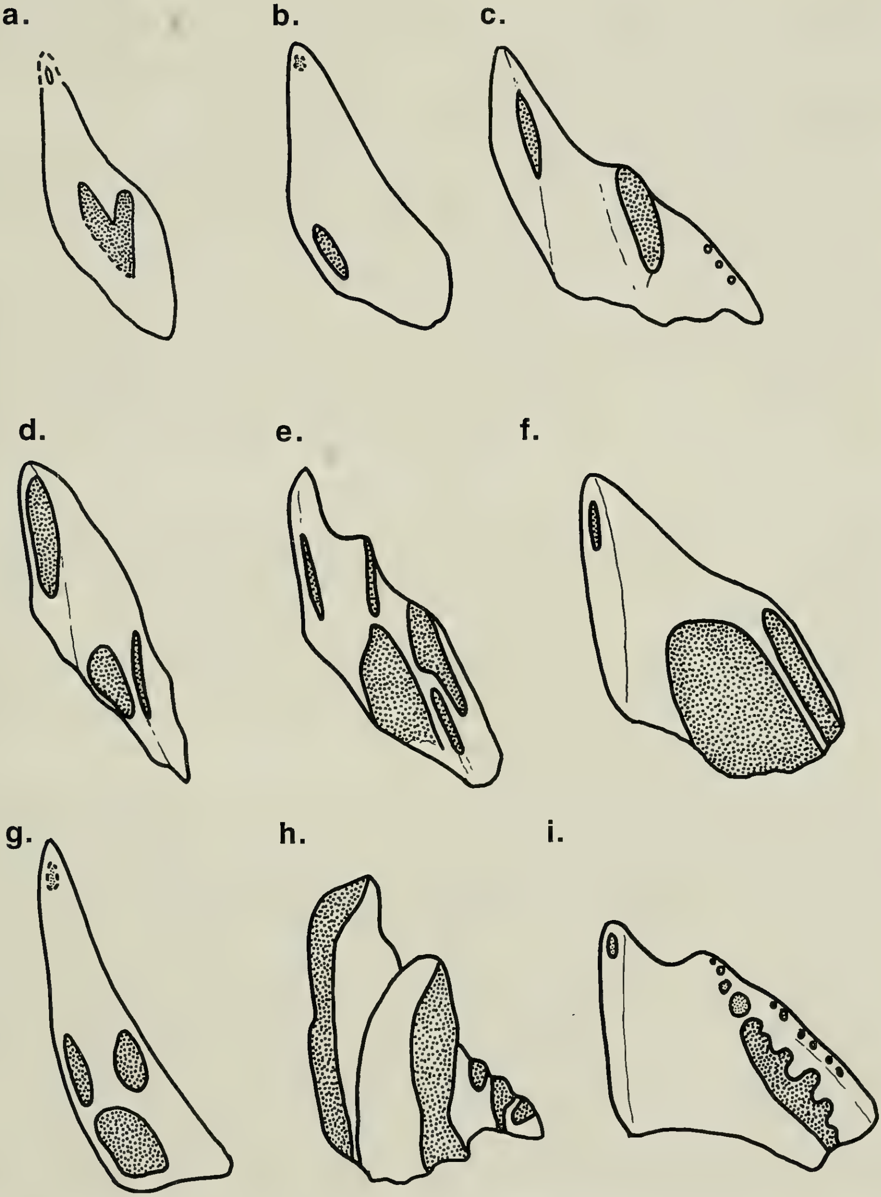


Fig. 4. Right lower toothplates in a range of chimaeroid genera for comparison with SMNS 80008, not to scale. – a: Brachymylus *latus* n. sp. (SMNS 80008, holotype; Pliensbachian, Bavaria); b: *Leptomylus cooki* Cope, 1870 (Maestrichtian, USA) after Hussakof (1912, fig. 14); c: *Pachymylus leedsi* Woodward, 1892 (Callovian, Britain); d: *Brachymylus altidens* Woodward, 1892 (Callovian, Britain); e: *Darbasodus dolloi* (Leriche, 1902) (Late Eocene, Seymour Island) after Ward & Grande (1991, fig. 6b); f: *Ischyodus quenstedti* (Wagner, 1857) from the Tithonian of Germany (based on SMNS 11049); g: *Edaphodon ubaghsi* Storms in Leriche, 1927 (Maestrichtian, Belgium); h: *Ptyktoptychion tayyo* Lees, 1986 (Albian, Australia); i: *"Ganodus" dentatus* Egerton, 1847 from the Bathonian of Britain (BMNH P614, holotype; reversed).

tritors are represented by at least 3 subcircular, beaded units of hypermineralised tissue (Fig. 4c). These latter units, also present in "*Ganodus*" (Bathonian of Britain, currently under review by Duffin & Ward, MS) are absent in the German material. "*Ganodus*" also differs from the Pliensbachian specimen in that the median tritor is elongate, laminated posteriorly and beaded anteriorly (Fig. 4i).

Toothplates of *Ischyodus* spp. generally have 4 large tritors on the occlusal surface of quite massive lower toothplates; the symphyseal tritor is generally elongate, the median tritor centrally placed, and 2 outer tritors are arranged in anterior and posterior positions along the labial margin. One species has this number reduced to 3 tritors; *I. quenstedti* (Wagner, 1857; Tithonian of Germany) lacks the anterior outer tritor (Fig. 4f), as does the Pliensbachian material. The form of the median tritor is superficially similar between the German specimens and *I. bifurcatus* Case, 1978 (Late Santonian to Middle Maestrichtian of the USA and Belgium; Case 1978; Case & Schwimmer, 1992). The median tritor in the American material is divided anteriorly, but the anterior outer tritor (missing in the Pliensbachian material) is well defined.

Darbasodus Averianov, 1991 was recently erected for *D. olgae* Averianov, 1991 (upper posterior toothplates from the Palaeocene of Kazakhstan) and *Ischyodus dolloi* Leriche, 1902 (Palaeocene of Europe and the Late Eocene of Antarctica). In *D. dolloi*, the lower toothplate has 5 tritors (Fig. 4e) in contrast to the 3 present in the German material.

Ptyktoptychion Lees, 1986 (Albian, Early Cretaceous of Queensland, Australia) is founded on a ?lower toothplate (but see Averianov, 1992: 80, and Stahl, in preparation) bearing 3 tritors. Both the median and the symphyseal tritors are long, contacting the labial margin of the plate (Fig. 4h). The outer tritor is divided into 3 subunits, unlike in the German specimens.

Mesozoic and Tertiary genera which lack or have only weak descending laminae also differ from *B. latus* in the disposition of their tritors. *Edaphodon* (Fig. 4g) characteristically has 4 tritors, including a laminated symphyseal (Newton, 1878). *Paredaphodon* is very similar, but the mesial angle is not prolonged into a beak (Casier, 1966). In *Elasmodectes*, the lower toothplate is laterally compressed with a deeply sinuous profile and tritors reduced to several rows of small rods (Newton, 1878; Woodward, 1891). *Elasmodus* has a number of small rod-like outer and symphyseal tritors, with an intervening median tritor (Newton, 1878; Woodward, 1891). Lower toothplates are not well known in *Amylodon*, but 2 tritors (a symphyseal tritor located well forward and a larger ?median tritor further back) appear to be present (Storms, 1894; Averianov & Popov, 1995; Stahl, in preparation).

Leptomylus (Maestrichtian, Late Cretaceous of the USA) was originally erected by Cope (1869) and later revised by Hussakof (1912). Lower toothplates of *L. cooki* Cope, 1870 and *L. forfex* Cope, 1875 each have a robust median tritor accompanied by a small "apical tritor" (Cope, 1875: 282; Hussakof, 1912: 218) located at the mesial angle (Text-Figure 3b). There is a single tritor in the lower toothplate of *L. densus*, the type species, but it is not clear from Cope's description as to its exact location; the specimen has never been figured, and is believed to have been lost (Hussakof, 1912). The reduced tritoral number in *Leptomylus* is thus even fewer than is present in the German material.

The presence of 3 tritors on the occlusal surface of the lower toothplate is a feature of only three taxa, to the best of my knowledge: *Brachymylus altidens*, *Brachymylus minor, Ischyodus quenstedti* and the Pliensbachian material described above. In the 2 species of *Brachymylus*, the hypermineralised tissue develops from a single unit within the toothplate, and the toothplate is relatively elongate. Like the early Jurassic material described above, *I. quenstedti* (currently under review, Duffin MS) has a laterally expanded, robust toothplate. The tritors appear to originate from separate hypermineralised units in the Tithonian material, but the character is not available in the Pliensbachian material owing to the growth of diagenetic marcasite. The confluence of the outer and median tritors, however, suggests that they originate from the same unit of tissue within the body of the toothplate.

The Pliensbachian material is accordingly tentatively accommodated into the genus *Brachymylus* on the basis of there being three tritors on the occlusal surface – the symphyseal tritor is inferred from the presence of non-laminated hypermineralised tissue on the broken symphyseal margin of the right lower toothplate. The symphyseal tritor must have been fairly short and located close to the mesial angle, a part of the toothplate which is missing. The outer tritor is posteriorly positioned and elongate, being fused to the rhomboid centrally positioned median tritor.

4. Acknowledgments

I am very grateful to Dr. Ronald Böttcher for permission to study the material and his help in many ways connected with this project, and to Dr. G. Bloos for his editorial work. The manuscript was critically appraised by David Ward (Orpington), Barbara Stahl (Manchester) and Dr. Ronald Böttcher (Stuttgart). Dr. Dominique Delsate (Battincourt) kindly helped with the French summary. Dr. Rupert Wild (Stuttgart) showed me great hospitality during my visits to Stuttgart.

5. Literature

Averianov, A. O. (1991): A new genus of Paleocene Chimaeroid Fishes from Kazakhstan. – Paleont. J., **25**/2: 140–148; New York.

– (1992): New Jurassic chimaeroids of Russia. – Paleont. J., **26**/3: 76–82; New York.

Averianov, A. O. & Popov, E. (1995): A new species of chimaeroid fish from the Upper Cretaceous of the Saratov region, Russia. – Palaeontology, **38**/3: 659–664; London.

Bonaparte, C. L. J. L. (1832): Selachorum tabula analytica. – Nuovi Ann. Sci. nat. Bologna, (1), **2**: 195–214; Bologna.

Case, G. R. (1978): *Ischyodus bifurcatus*, a new species of chimaeroid fish from the Upper Cretaceous of New Jersey. – Geobios, **11**/1: 21–29, 1 pl.; Lyon.

Case, G. R. & Schwimmer, D. R. (1992): Occurrence of the chimaeroid *Ischyodus bifurcatus* Case in the Cusseta Formation (Upper Cretaceous, Campanian) of Western Georgia and its distribution. – J. Paleont., **66**/2: 347–350; New York.

Casier, E. (1966): Faune ichthyologique du London Clay. 496 pp.; London (British Museum, Natural History).

Cope, E. D. (1869): Description of some extinct fishes previously unknown. – Proc. Boston Soc. nat. Hist., **12**: 310–317; Boston.

– (1870): Supplementary notice of a new Chimaeroid from New Jersey, *Leptomylus cookii* Cope. – Proc. Am. phil. Soc., **11**: 384; Philadelphia.

– (1875): The vertebrata of the Cretaceous formations of the west. – Rep. U.S. geol. geogr. Surv. Territ., **11**, Holocephali: 281–293; Washington.

Duffin, C. J. (1983): Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 1. Myriacanthoids and Squalorajoids. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **97**: 1–41; Stuttgart. – [1983a]

– (1983): Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 2. A myriacanthid toothplate from the Hettangian (Lower Jurassic) of Bavaria. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **98**: 1–7; Stuttgart. – [1983b]

– (1992): A myriacanthid holocephalan (Chondrichthyes) from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy). – Atti Soc. Ital. Sci. nat. Mus. Civ. Stor. nat. Milano, **132** (1991)/23: 293–308; Milano.

– (1995): Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 3. First chimaeroid from the Lias (Early Toarcian) of Ohmden (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **231**: 1–12; Stuttgart.

GARMAN, S. (1901): Genera and families of the Chimaeroids. – Proc. N.E. zool. Club, **2**: 75–77; Boston.

GOETZE, F. & MEYER, R. (1972): Geologische Wanderziele im Naturpark Fränkische Schweiz (Süd), Veldensteiner Forst, Hersbrucker Alb. Teil 1. München.

HUSSAKOF, L. (1912): The Cretaceous chimaeroids of North America. – Bull. Am. Mus. nat. Hist., **31**: 195–288, pls. 19–20; New York.

KRUMBECK, L. (1956): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1 : 25 000. Blatt Nr. 6232 Forchheim. 80pp. München.

LEES, T. A. (1986): A new chimaeroid *Ptyktoptychion tayyo* gen. et sp. nov. (Pisces: Holocephali) from the marine Cretaceous of Queensland. – Alcheringia, **10**: 187–193; Adelaide.

LERICHE, M. (1927): Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (Note préliminaire). – Bull. Soc. Belge Géol. Paléont. Hydrol., **27**/3, 199–299; Brussels.

NEWTON, E. T. (1878): The chimaeroid fishes of the British Cretaceous rocks. – Mem. geol. Surv. U.K., **4**: 1–62; London.

PATTERSON, C. (1965): The phylogeny of the chimaeroids. – Phil. Trans. roy. Soc., B, **249**: 101–219; London.

– (1992): Interpretation of the toothplates of chimaeroid fishes. – Zool. J. Linn. Soc., **106**: 33–61; London.

QUENSTEDT, F. A. (1852): Handbuch der Petrefaktenkunde, 1st Edition. 792 pp.; Tübingen (Laupp).

– (1887): Handbuch der Petrefaktenkunde, 2nd Edition. Tübingen (Laupp).

RIESS, J. (1887): Ueber einige fossile Chimaeriden-Reste im Münchener palaeontologischen Museum. – Palaeontographica, **34**: 1–27; Stuttgart.

STORMS, R. (1894): Troisième note sur les poissons du terrain rupélien. – Bull. Soc. Belge Géol., **8**: 67–82; Bruxelles.

– (1927): see LERICHE, M. (1927).

WAGNER, A. (1857): Charakteristik neuer Arten von Knorpelfischen aus den lithographischen Schiefern in Bayern. – Gel. Anz. Bayer. Akad. Wiss., **44**: 288–293; München.

WARD, D. J. & DUFFIN, C. J. (1989): Mesozoic chimaeroids. 1. A new chimaeroid from the Early Jurassic of Gloucestershire, England. – Mesozoic Res., **2**: 45–51; Leiden.

WARD, D. J. & GRANDE, L. (1991): Chimaeroid fish remains from Seymour Island, Antarctic Peninsula. – Antarctic sci., **3**/3: 323–330; Cambridge (England).

WARD, D. J. & MCNAMARA, K. J. (1977): Associated dentition of the chimaeroid fish. *Brachymylus altidens* from the Oxford Clay. – Palaeontology, **20**/3: 589–594, pl. 66; London.

WOODWARD, A. S. (1891): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History), II.; London (British Museum, Natural History).

– (1892): On some teeth of Chimaeroid fishes from the Oxford and Kimmeridge Clays of England. – Ann. Mag. nat. Hist., (6), **10**: 13–16, pl. 3.; London.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

QE
1
S937
NH

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 241	21 S., 17 Abb.	Stuttgart, 30. 9. 1996

Phosphoritisierte Insekten- und Annelidenreste aus der mitteloligozänen Karstspaltenfüllung „Ronheim 1“ bei Harburg (Bayern, Süddeutschland)

Phosphatized remains of insects and annelids from the Middle Oligocene fissure-filling „Ronheim 1“ near Harburg (Bavaria, Southern Germany)

Von Meinolf Hellmund, Halle (Saale) & Winfried Hellmund, Troisdorf

Mit 17 Abbildungen

Abstract

The first record of phosphatized remains of insects and annelids from the fissure-filling „Ronheim 1“ near Harburg (Bavaria, Southern Germany) is presented. The specimens are described and figured in detail. As to the phosphatization the quality of the referred fossils is comparable to those from the classic Phosphorites du Quercy. Among the insects the orders of Coleoptera and Hymenoptera are recognized. „Ronheim 1“ corresponds with the mammal Paleogene standard level 22 (MP 22) which is considered Middle Oligocene.

Zusammenfassung

Es werden erstmalig phosphoritisierte Insekten- und Annelidenreste aus der Karstspaltenfüllung „Ronheim 1“ bei Harburg (Bayern, Süddeutschland) nachgewiesen, beschrieben und bildlich dokumentiert. Die Phosphoritisierung hat eine den berühmten Funden aus den Phosphorites du Quercy vergleichbare, dreidimensionale Erhaltung von Detailstrukturen (z.B. Mundwerkzeugen, Extremitätenresten und Flügelscheiden) bewirkt. Unter den Insekten lassen sich die Ordnungen Coleoptera und Hymenoptera nachweisen. „Ronheim 1“ wird aufgrund der erhaltenen Säugerfauna in die paläogene Säugerzone MP 22 gestellt; dies entspricht einem mitteloligozänen Alter.

1. Einleitung

Arthropodenreste in dreidimensionaler Erhaltung sind in Form von Bernsteininklusen bekannt, in idealer Überlieferung jedoch selten. Räumliche Erhaltung in Form von Übersinterung (Bachmeyer 1953) oder Phosphoritisierung wie in den berühmten Phosphorites du Quercy sind dagegen absolute Ausnahmen (Thevenin 1903, Handschin 1944).

SMITHSONIAN
APR 4 1997

Um so mehr überraschten Arthropodenreste (Insekten) verschiedener Entwicklungsstadien im Schlämmrückstand einer Probe aus der Karstspaltenfüllung „Ronheim 1" (Bayern, Süddeutschland). Diese zeigen ausgezeichnete Detailerhaltung sowohl im Hinblick auf die Morphologie des Außenskeletts als auch auf die Struktur bestimmter Weichteile. Im einzelnen lassen sich die Ordnungen Coleoptera und Hymenoptera nachweisen. Weniger aufschlußreich sind gegliederte Reste, die den Anneliden zugeordnet werden.

Heissig (1978: 244, 248) hatte bereits in Faunenlisten für die Karstspalten „Möhren 21", „Möhren 20" und „Haag 2" Insekten (Larven) angeführt, ohne aber näher darauf einzugehen. Der Nachweis für „Ronheim 1" sowie die Beschreibung und Dokumentation geschieht hier erstmalig. Die Größenordnung der behandelten fossilen Fragmente variiert zwischen 1,5 und 4 mm.

Die vorliegende Arbeit gibt eine detaillierte Beschreibung und Abbildung der Funde. Die Fossilisationsgeschichte (Phosphoritisierung) bleibt offen.

2. Material

Die beschriebenen Fundstücke wurden vom Zweitautor in einer bereits ausgewaschenen und auf Säugerzähne ausgelesenen Probe von „Ronheim 1" im Jahre 1989 entdeckt; der Erstautor hatte diese Karstspalte, die seinerzeit von Trischler & Winkler (1968) publiziert worden war, gemeinsam mit N. Schmidt-Kittler (Mainz) im Jahre 1988 beprobt (Probenmenge ca. 40 kg). Das Füllmaterial der Spalte ist ein gelblich-bräunlicher Lehm mit Quarzgeröll- und Bohnerzführung, wobei die Bohnerze mehr oder weniger gleichmäßig im Spaltenlehm verteilt sind. Es konnten acht Insekten- und ein Annelidenrest isoliert werden.

Eine weitere im Juni 1990 durch den Erstautor entnommene Probe (Probenmenge ca. 30 kg) von „Ronheim 1" lieferte dagegen nur drei Insekten- und vier Annelidenreste.

3. Erhaltung und Untersuchungsmethoden

Der äußere Eindruck der dreidimensional erhaltenen Fossilien ließ wegen der offensichtlichen Weichteilerhaltung auf eine Phosphoritisierung schließen, die frühzeitig, also unmittelbar nach der Einbettung erfolgt sein mußte; sonst wäre eine körperliche Erhaltung wegen der Verwesung, des Zerreibens durch das Sediment (Füllmaterial), des räumlichen Schwindens durch Entgasung oder des Zerquetschens durch Sedimentdruck nicht möglich. Heissig (1978: 259) zitiert übrigens einen Hinweis auf zahlreiche Phosphorit-Schwarten.

Die Elementanalyse mittels eines Mikrosondenschliffes wies insbesondere Ca, P sowie Si nach (freundliche Mitt. Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler, Mainz).

Nach der (energiedispersen) Röntgenspektralanalyse nach dem XES-Verfahren (X-ray Energy Spectrometry), Fa. KEVEX Micro-X 7000 Analytical Spectrometer, handelt es sich bei dem untersuchten Material um einen Phosphorit, $Ca_5 (PO_4, CO_3)_3 (F, OH, Cl)$. Die erfaßten Kationen Na, Al, Si und Fe entstammen Tonmineralen, das nötige CO_3 ist im umgebenden Weißjura-Gestein reichlich vorhanden (Abb. 1 a-c).

Demnach geht die dreidimensionale Detailerhaltung auf eine Phosphoritisierung zurück wie sie auch im klassischen Fundgebiet Phosphorites du Quercy realisiert ist.

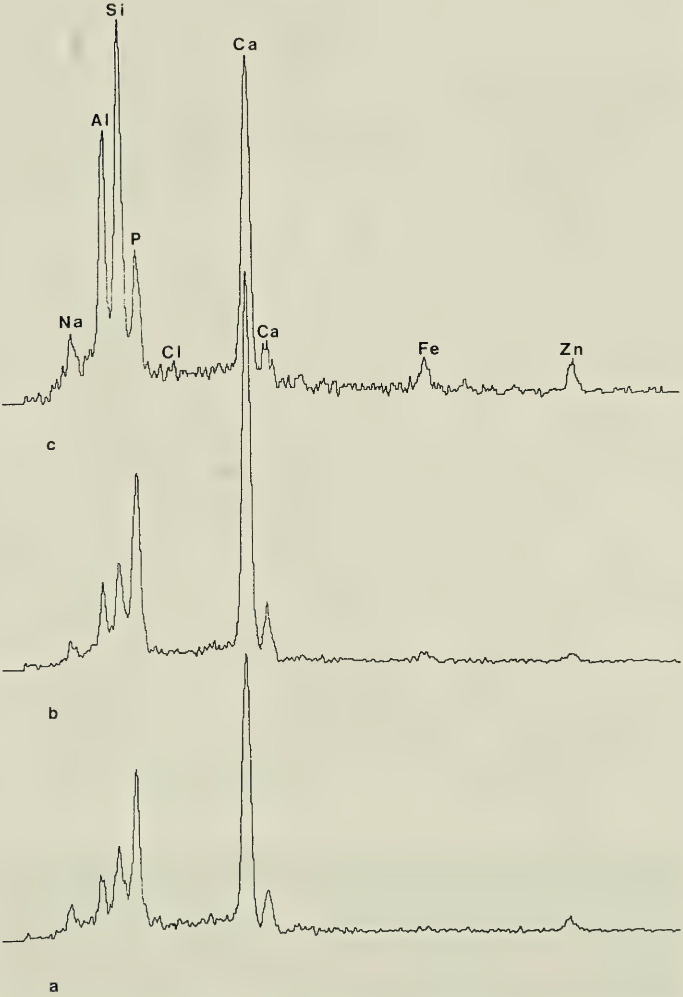


Abb. 1. Röntgenspektralanalysen (X-ray Energy Spectometry) des untersuchten Materials. a: Fund 4.6, b: unbeschriebenes Fragment, c: Fund 4.4.

Mit Hilfe einer Stereolupe (Fa. Hertel & Reuß) wurden die Objekte vom Zweitautor jeweils 35fach vergrößert gezeichnet. Dabei wurden Längen-, Breiten- und Höhenmaße mit untergelegtem Millimeterpapier abgenommen.

Am Fund 4.1 wurde eine Untersuchung mit einem Rasterelektronenmikroskop (Fa. Leitz) vorgenommen.

4. Beschreibung der Funde

Die im folgenden behandelten Funde wurden dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) übereignet. Sie werden unter den Inv. Nr. 62812/1-16 verwahrt.

Fund 4.1 (SMNS 62812/1)
Abb. 2 a-h

Kopf (Caput) einer Coleopteren(?)-Larve mit Thoraxfragmenten.

Erhalten sind das Caput und drei Thoraxsegmente der rechten Körperseite. Das Fragment ist 2 mm lang, davon entfallen 0,75 mm auf das Caput, was etwa der Länge von zwei Segmenten entspricht. Die Breite des Caputs beträgt 1,5 mm. Es ist in der Mitte leicht eingesenkt und bildet dadurch zwei Hemisphären.

Von der Ventralseite (Abb. 2 b) erkennt man eine gut erhaltene 2. Maxille (= Labium), gegliedert in Submenta, Menta, Praementum und Palpen; die rechte Palpe ist zweigliedrig, die linke nur noch eingliedrig. Auf ihrer Rückseite ist nach dem REM-Foto (Abb. 2 g-h) die rechte Palpe beschädigt, so daß ursprünglich weitere Glieder vorhanden gewesen sein könnten. Die Glossae bzw. ihre Verwachsung (Ligula) sind, wie das REM-Foto ausweist, abgebrochen und haben eine zweiteilige röhrenartige Abbruchsspur hinterlassen.

Von vorne betrachtet bildet die Kopfkapsel vor dem beschriebenen Labium eine breite Bucht, die an ihrem Oberrand eine eingeprägte Leiste erkennen läßt. Vermutlich handelt es sich um die Naht zum abgebrochenen Clypeus mit der Oberlippe. In der Mitte, unter der abgebrochenen Leiste, öffnet sich der Mund zum Pharynx.

Knopfartige Erhebungen jeweils seitlich von der erwähnten Bucht werden als Basen (kreisförmige Bruchränder!) der abgebrochenen Antennen gedeutet. Unterhalb dieser Basen liegt eine Reihe von mindestens drei, im Vergleich zur Antennenbase winzigen Knöpfchen; sie dürften den Stemmata der Larve entsprechen.

An den Seitenrändern der in Rede stehenden Bucht ragen kleine Vorsprünge nach innen, die als Reste abgebrochener Mandibeln gedeutet werden.

Die Segmente der rechten Seite lassen unten jeweils Abbruchstellen der Thorakalbeine erkennen. Etwas höher, an der Grenze der Tergite, tragen das zweite und dritte Segment je eine stichförmige Vertiefung (Stigmen?).

Im Querschnitt der Hinteransicht scheinen zentral der Darm sowie seitlich ein Tracheenstamm sichtbar zu sein.

Fund 4.2 (SMNS 62812/2)
Abb. 3 a-e

Drei Thorakalsegmente einer Coleopteren(?)-Larve

Das Fragment ist 2 mm lang und 1 mm breit. Auf der Unterseite jeden Segmentes stehen die erhaltenen Coxae der Beinpaare jeweils genähert in der Mitte der Segmente. Die Segmentzwischenräume erscheinen stark längsgedehnt und annähernd rhombisch.

In der Dorsalansicht ist ein Endsegment stark „U“-förmig ausgerandet; vermutlich ist es das kopfseitige erste Segment. Dafür sprechen auch die schon beim Fund 4.1 beobachteten Gruben oberhalb der Beinpaare der dann folgenden Segmente. Diese Gruben werden als Stigmen gedeutet.

In ihrem Zentrum ist die Segmentreihe hohl. Vorn ist die Öffnung weiter als am Hinterende des Fragmentes.

Es dürfte sich um das Fragment einer Insektenlarve handeln. Der Vergleich mit dem Fund 4.3, bei dem zwei beinlose zusätzliche Segmente erhalten sind und das große morphologische Übereinstimmungen mit dem in Rede stehenden aufweist, spricht für diese Annahme.

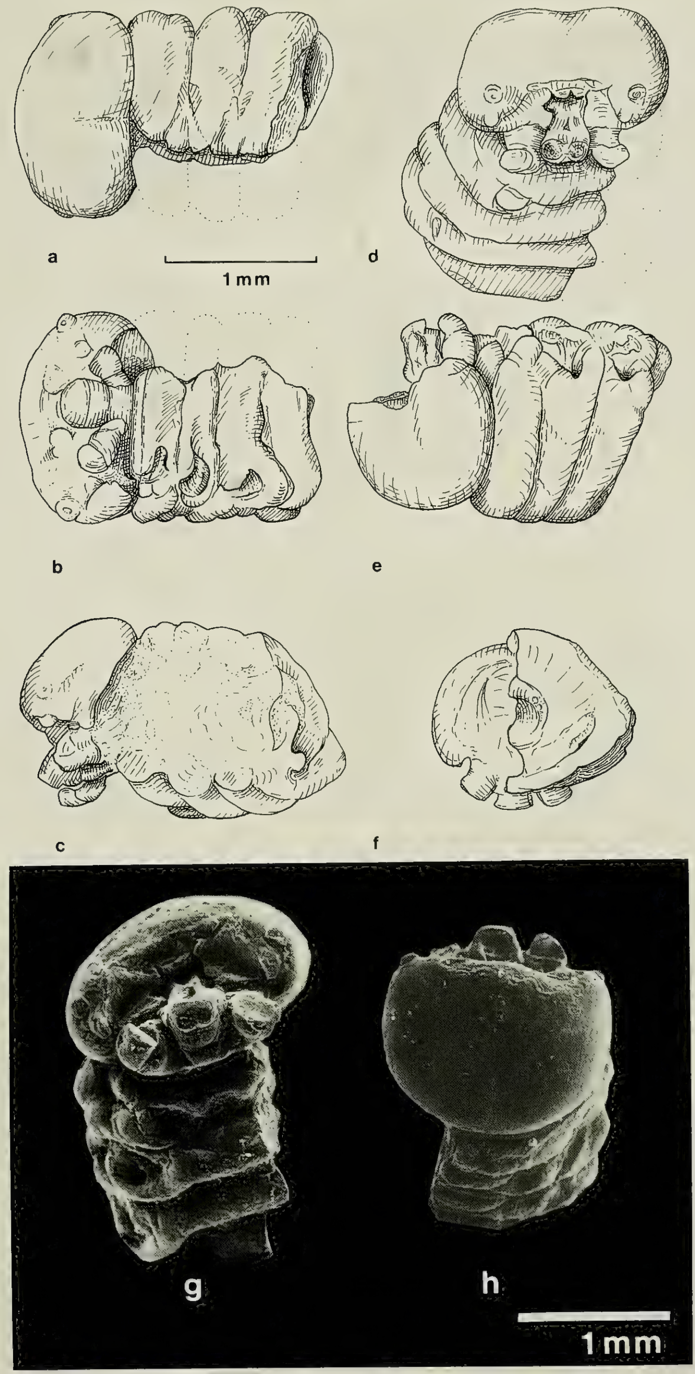


Abb. 2. Kopf einer Coleopteren(?)-Larve mit Thoraxfragmenten. SMNS 62812/1.
a: dorsal (Ergänzung der Segmente punktiert), b: ventral, c: lateral von links, d: frontal schräg von unten, e: lateral von rechts in Dorsallage, f: Ansicht von hinten; g: frontal schräg von unten, h: schräg von dorsal (g-h: REM-Aufnahmen von Dr. L. Helfgen, Bonn).

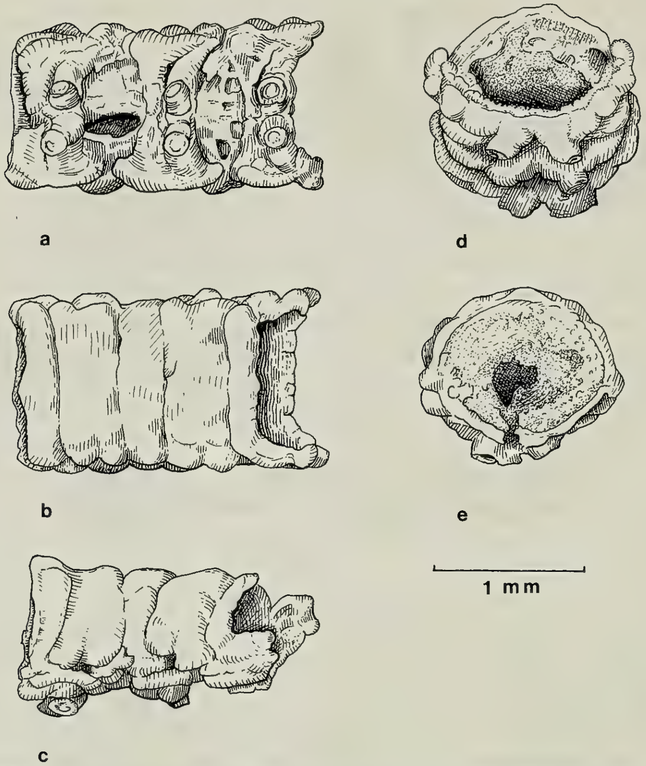


Abb. 3. Drei Thorakalsegmente einer Coleopteren(?)-Larve. SMNS 62812/2.
a: ventral, b: dorsal, c: lateral, kopfseitiges Ende rechts, d: kopfseitige Ansicht schräg von unten, e: rückwärtige Ansicht.

Fund 4.3 (SMNS 62812/3)

Abb. 4 a-h

Fünf Segmente einer Coleopteren(?)-Larve

Das Fragment ist 2,5 mm lang und in Dorsalansicht 1,4 mm breit. Ventral tragen drei Segmente noch die Basisglieder der Thorakalbeinpaare genähert in der Mitte. Auf diese folgen noch zwei beinlose Abdominalsegmente. Die Zwischenhäute zwischen Segment 1 und 2 sowie zwischen Segment 2 und 3 zeigen eine ausgesprochen rhombische Gestalt.

In der Seitenansicht (Abb. 4 c) wird die Trennlinie zwischen Dorsal- und Ventralplatten deutlich. Unmittelbar über dieser Trennlinie, auf den Zwischenhäuten, liegen Vertiefungen wie bei den vorhergehenden Exemplaren. Sie sind – allerdings in kleinerer Dimension – auch am Beginn der Abdominalsegmente feststellbar. Es dürfte sich also um einfache Stigmen handeln, denen eine sklerotisierte Ringverstärkung und Vorhofbildung fehlt.

Die Zwischenhäute der Segmente sind nach dorsal vorgewölbt.

Die Vorderansicht (Abb. 4 d) läßt eine trichterförmige Höhlung zu einem zentralen, rohrförmigen Gebilde (Darm?) hin erkennen. Das Hinterende (Abb. 4 e) hat zentral eine kleinere (ca. 0,2 mm), unregelmäßig umgrenzte Öffnung (Fortsetzung der Darmhöhle).

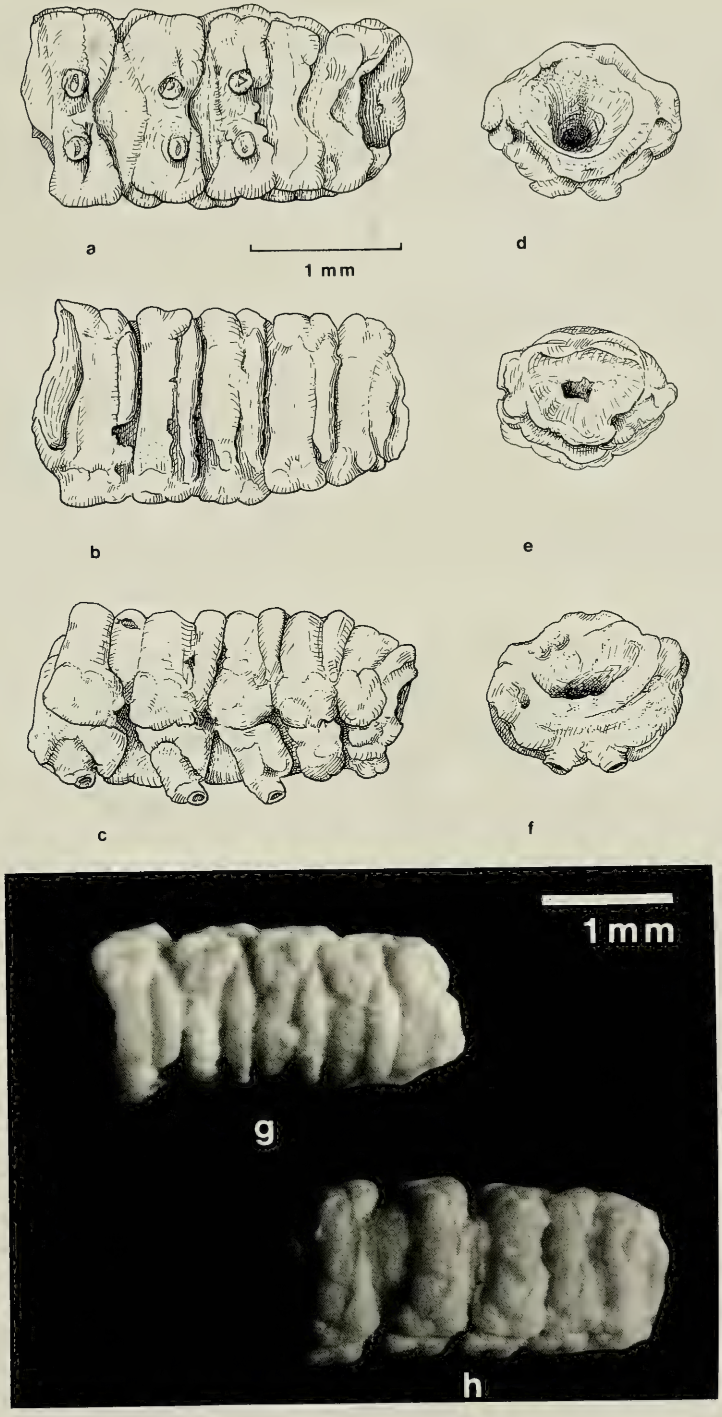


Abb. 4. Fünf Segmente einer Coleopteren(?)-Larve. SMNS 62812/3.
a: ventral, b: dorsal, c: lateral von links, d: frontal, e: rückwärtige Ansicht, f: Vorderansicht etwas von unten; g: dorsal, h: ventral. (g-h: Fotos von W. Hellmund, Troisdorf)

Fund 4.4 (SMNS 62812/4)

Abb. 5 a-e; Analyse Abb. 1 c

Zwei larvale Thorakalsegmente

Die Gesamtlänge des Fragments beträgt 2 mm, die Breite 1,3 mm und die Höhe 1,0 mm. Ein Viertel der Gesamtlänge entfällt auf ein vorn (?) aus der Mitte des Querschnitts ragendes rohrartiges Gebilde, das als Oesophagus bzw. Darm (Breite ca. 0,5 mm) gedeutet wird.

Die beiden Sternite (Abb. 5 a) zeigen von ventral vergleichbar dem Fund 4.2 im Randbereich Auszipfelungen nach hinten. In der Querrichtung erscheinen die Sternite durch Wulstbildung zweigeteilt. Auf dem hinteren (?) Wulst stehen in der Mitte stark genähert jeweils Paare von Coxae.

Die Tergite lassen in der Dorsal- und Lateralansicht eine Dreigliederung in eine bandförmige Querstruktur erkennen (Abb. 5 b–c). Auf dem mittleren Abschnitt befinden sich lateral kleine Erhebungen. Die Tergite setzten sich seitlich deutlich von den etwas zurücktretenden Sterniten ab. Nach vorn (?) bilden sie leicht nach oben gebogene Vorsprünge, am Hinterrand abwärts gerichtete, hakenförmige. Letztere lassen eine halbrunde Aussparung frei. Der vordere (?) Querschnitt (Abb. 5 d) mit dem vorragenden Oesophagus bzw. Darmabschnitt erscheint kreisförmig und an

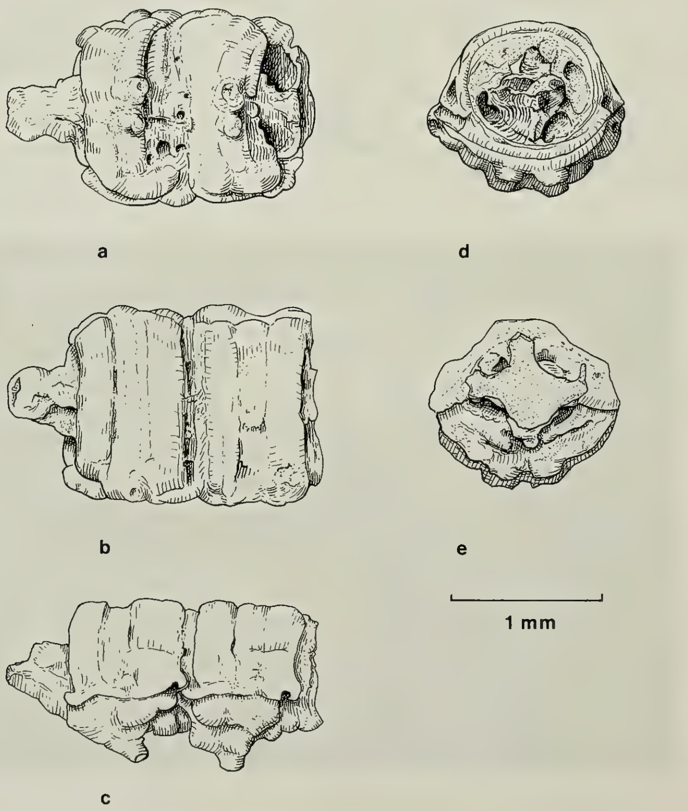


Abb. 5. Zwei larvale Thorakalsegmente. SMNS 62812/4.
a: ventral, b: dorsal, c: lateral von links, d: Vorderansicht, e: Hinteransicht.

der Trennlinie von Tergit und Sternit leicht geflügelt. Der zentral gelegene Darm hat annähernde Kreuzgestalt. Seine Höhlung ist, wie besonders aus dem hinteren Querschnitt hervorgeht, von Fossilisationsmaterial erfüllt. Dieses setzt sich honigfarben und glatt von der dünnen weißlichen Umgrenzung (Darmwand ?) ab. Der Darm ist von Coelomhöhlen links, rechts und unten rechts umgeben.

Der hintere (?) Querschnitt (Abb. 5 e) hat keinen kreisförmigen Umriß, sondern zeigt die Gestalt eines Mansardendaches. Der Darm hat hier insgesamt eine glatte Bruchfläche und gibt daher die angesprochene Kreuzform deutlich wieder. An seinen vier Einsenkungen liegen Coelomräume.

Fund 4.5 (SMNS 62812/5)

Abb. 6 a-i

Sechs Abdominalsegmente einer Larve

Das Objekt ist 4 mm lang und 1,3 mm breit. Es ist durch Faltenbildung stärker verformt. Offenbar war die Sklerotisierung der Haut geringer als bei den bisher beschriebenen Funden und die Haut vor der Fossilisation bereits verschrumpelt. Daher gestaltet sich jetzt die Orientierung schwierig, zumal keine eindeutigen Abbruchspuren von Extremitäten auszumachen sind. Demnach dürfte es sich um Abdominalsegmente handeln.

Ein Ende des Objekts ist mehr oder weniger unbeschädigt, doch stärker verdrückt. Es könnte sich entweder um das letzte Abdominalsegment oder eine Kopfbildung handeln. Es sind Rundungen und Anhänge zu erkennen, die aus den oben angegebenen Gründen jedoch nicht eindeutig angesprochen werden können. Die Verhältnisse sprechen aber eher für ein Abdominalende mit Pseudocerci (Abb. 6 f-i) und Pygopodium.

Das vordere abgebrochene Segment wirkt im Querschnitt (Abb. 6 e) relativ flach, maximal ist es 0,7 mm hoch. Das Tergit ist noch symmetrisch gewölbt, das Sternit, das in der Längsrichtung etwas vollständiger erhalten ist, liegt nach dorsal verdrückt vor. Zwischen beiden scheinen in den Außenbereichen, besonders deutlich auf der linken Körperseite, vertikal verbindende Strukturen vorzuliegen. Im Zentrum des Querschnittes liegt eine leicht ovale Vertiefung, die die Spur des Darmes darstellen könnte.

Fund 4.6 (SMNS 62812/6)

Abb. 7 a-f; Analyse Abb. 1 a

Zwei bis drei fragmentäre Segmente

Das fragmentäre Fundstück ist 2 mm lang und maximal 1,2 mm breit. Die erhaltene Höhe beträgt in der Mitte 0,75 mm. Die wenigen unversehrten Strukturen erinnern an wulstförmige Tergite.

Der eine unvollständige Querschnitt (Abb. 7 d) zeigt Strukturen, die wie zwei nahe beieinanderstehende, abgebrochene röhrenartige Gebilde (hintere Körperanhänge ?) anmuten. In dem anderen (Abb. 7 e) erkennt man eine flachgedrückte Schlinge, die dem verdrückten Darm entsprechen dürfte.

Fund 4.7 (SMNS 62812/7)

Abb. 8 a-g

Abdomen mit Thorakalresten einer Pupa libera (Hymenoptera ?)

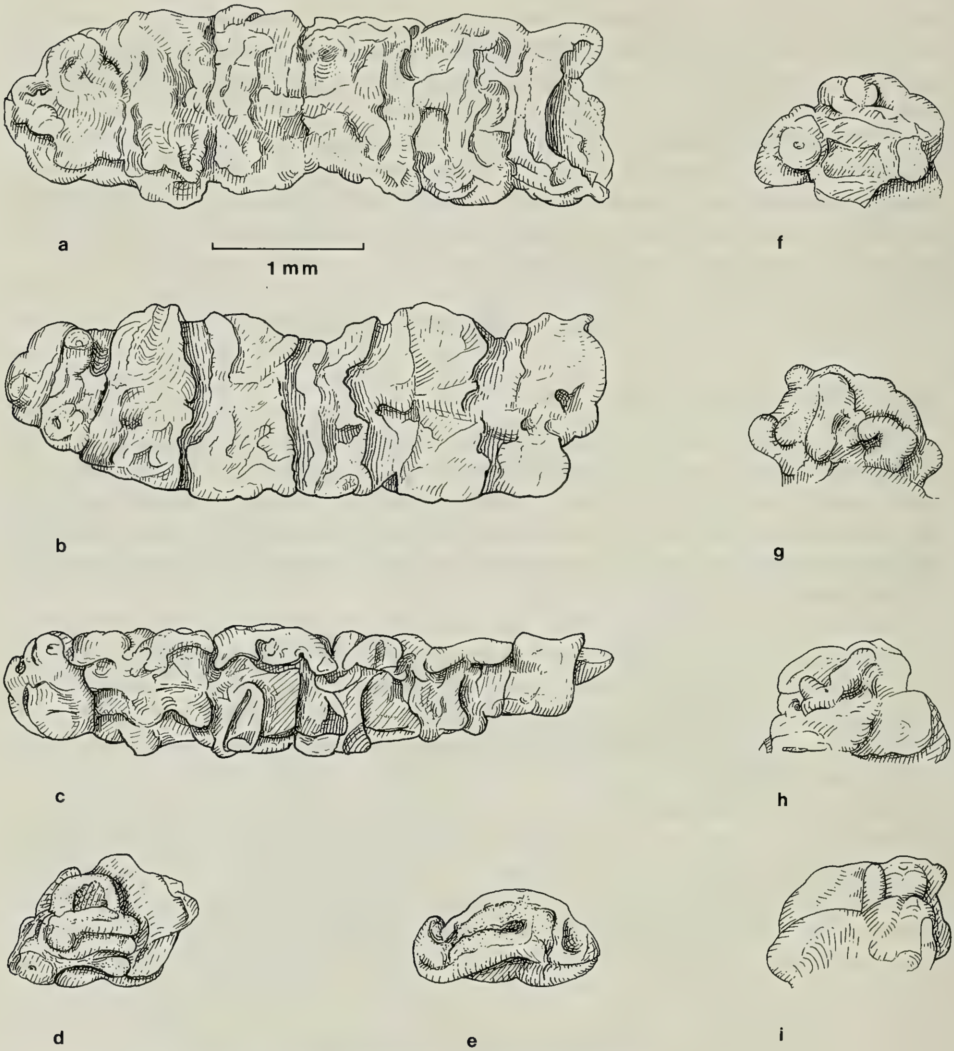


Abb. 6. Sechs Abdominalsegmente einer Larve. SMNS 62812/5.
a: dorsal, Endsegment nach links, b: ventral, c: lateral von rechts, d: Endsegment von hinten, e: Ansicht des vorderen abgebrochenen Fragmentendes, f-i: Ansichten des Endsegments, Orientierung nach oben, f: ventral, g: lateral von links, h: dorsal, i: lateral von rechts.

Die Länge des Fundstücks beträgt 4 mm, seine maximale Breite 2,5 mm und seine maximale Höhe 2,0 mm. Das Abdomen (vgl. Abb. 8 a) weist auf der linken Seite im Bereich des vierten und fünften Segments einen lochartigen Einbruch in der Oberfläche auf; rechts gegenüber ist eine entsprechende Beschädigung festzustellen, die sich aber nach vorn bis zum Ende des gesamten Fragments ausdehnt. Linksseitig sind dagegen auch die Thorakalsegmente erhalten.

Das Abdomen nimmt in der Aufsicht vom fünften Segment rasch gegen sein Ende bis auf ein Fünftel seiner Breite ab. Die Segmente sind deutlich gegeneinander abge-

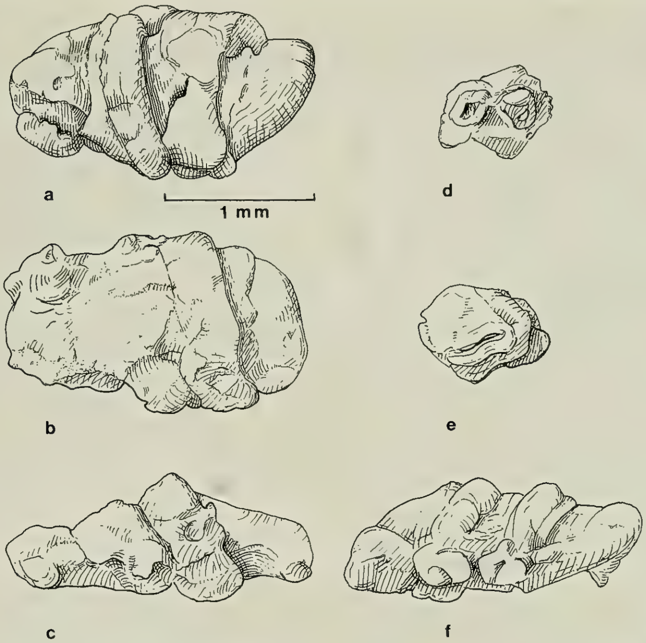


Abb. 7. Zwei bis drei zusammenhängende, fragmentäre Segmente. SMNS 62812/6. a: Oberseite, b: Unterseite, c: „linke“ Seitenansicht, d: Ansicht des „linken“ Fragmentendes, e: Ansicht des „rechten“ Fragmentendes, f: „rechte“ Seitenansicht.

setzt. Die Tergite überdecken mit ihren Hinterrändern schindelartig die jeweils folgenden. In der Mitte sind sie auffallend gekielt. Das letzte ist in der Mitte ausgerandet und seitlich zipfelartig ausgezogen. Unterseits sind die Sternite flach und in der Oberfläche unauffällig. Das neunte ist im Vergleich zu den darüberliegenden Tergiten von sehr geringer Breite. Aus diesem (Genitalkammer ?) tritt ein wohlgeformtes, blasenartiges Gebilde (Kopulationsorgan?, Abb. 8 b), das an seinem Ende eine winzige Grube (Öffnung ?) trägt (Abb. 8 e). Zwischen dieser Blase und dem letzten Tergit bleibt ein relativ weiter Spalt, an dessen Grund eine bandförmige, querverlaufende Grube liegt.

In der Seitenansicht erkennt man, daß die Kiele der Tergite in ihrer „Skyline“ einen Bogen beschreiben und seitlich zusammengedrückt erscheinen (Abb. 8 c). Auf dem zweiten bis achten Segment sind an der Grenze zwischen Tergit und Sternit kleine Gruben zu erkennen, von denen die beiden letzten durch Ringbildung verstärkt erscheinen. Offenbar handelt es sich hierbei um Stigmen.

Die Tatsache, daß Flügelreste nur auf der Unterseite am Vorderende des Abdomens feststellbar sind, zeigt, daß es sich nicht um ein imaginales, sondern um ein pupales Fragment handelt. Bei den Puppen werden die Flügel bekanntlich seitlich ventral und nach hinten „geklappt“ angelegt, so daß die Flügelspitzen bzw. ihre Scheiden auf dem ventralen Abdomen liegen. Ob bei den beiderseits der Medianlinie ausgebreiteten, längsgefälteten Gebilden (Abb. 8 b) neben den Flügelscheiden auch, wie zu erwarten, Beinscheiden erhalten sind, bleibt unklar. Oberhalb der in Rede stehenden Partie und teils schon im fragmentären Bereich sind lappige Gebilde kenntlich, die den Scheiden des zweiten Flügelpaares zuzuordnen sind.

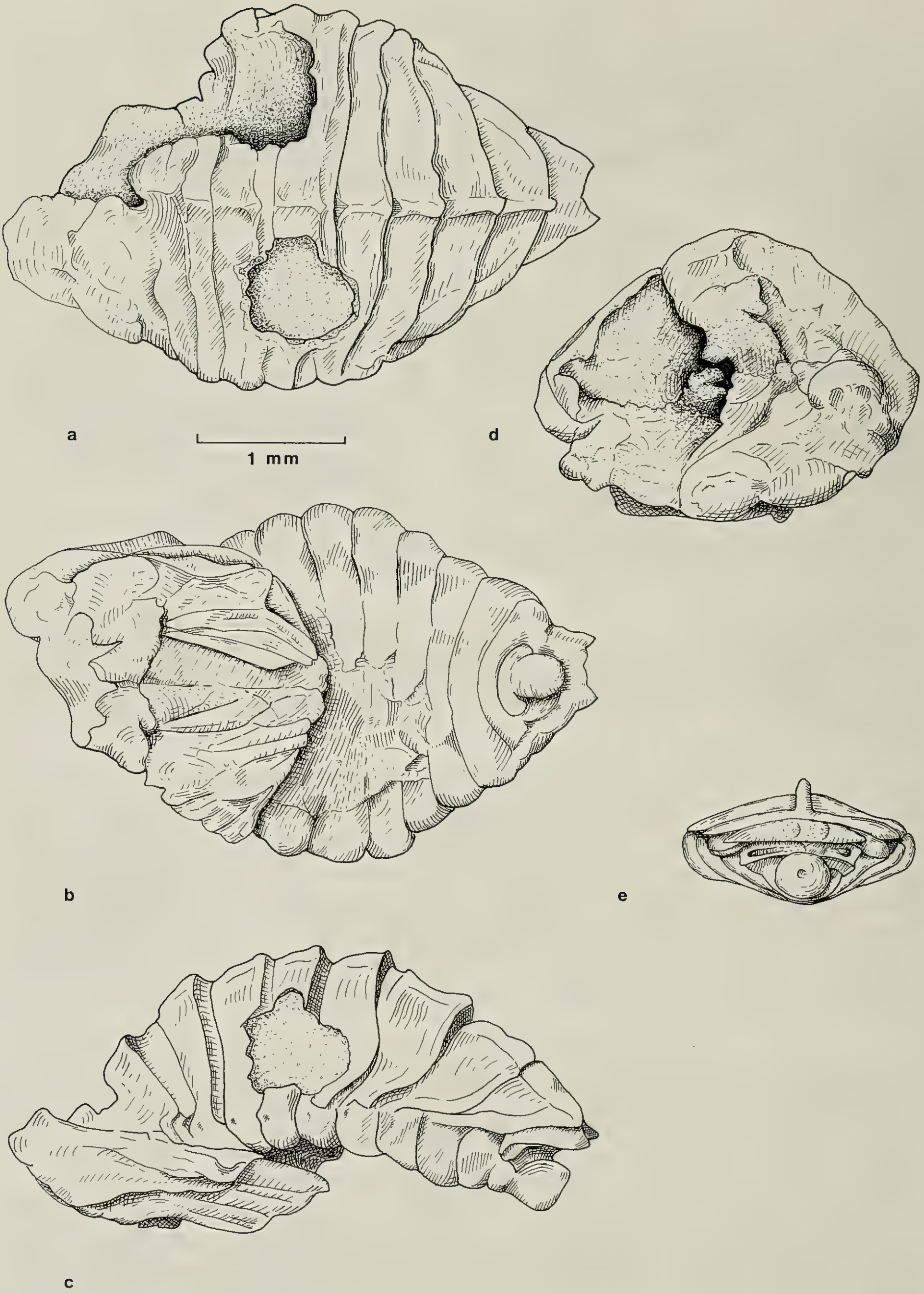


Abb. 8. Abdomen mit Thorakalresten einer Pupa libera (Hymenoptera ?). SMNS 62812/7. a: dorsal, b: ventral, c: lateral von links, d: Frontansicht, e: Ansicht des Abdominalendes, f: seitlich ventral, g: seitlich ventro-lateral (f-g: Fotos von W. HELLMUND, Troisdorf.

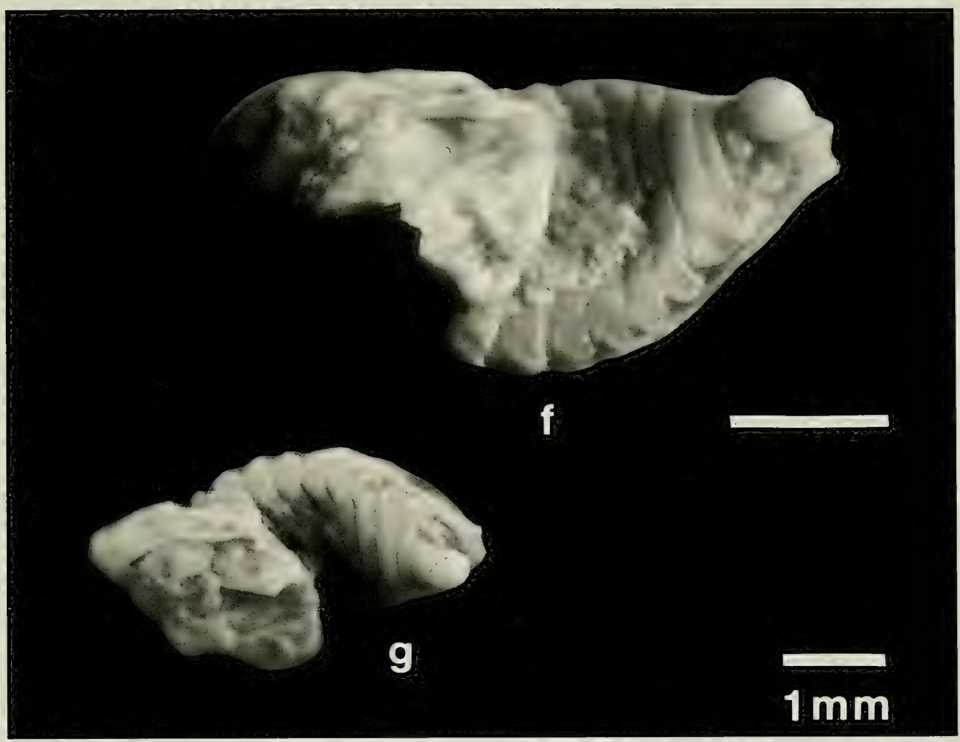


Abb. 8. (Fortsetzung)

Der unregelmäßige vordere, durch Abbruch entstandene, rhombische Querschnitt (Abb. 8 d) zeigt in der Tiefe seiner Höhlung den phosphoritisierten Darm sowie umgebende Coelomabschnitte.

Die einander überdeckenden Segmenthinterränder und der mediane Segmentkiel (Abb. 8 e) machen die Zugehörigkeit zu den Hymenopteren (Pupa libera) wahrscheinlich.

Fund 4.8 (SMNS 62812/8)

Abb. 9 a-e

Abdomen eines Insekts (Hymenoptera ?)

Das Fragment aus acht bzw. neun Abdominalsegmenten ist 3,0 mm lang, vorn 2,0 mm breit und maximal (in der Mitte) 1,2 mm hoch. In der Qualität seiner Oberflächenerhaltung bleibt es hinter dem vorhergehenden Exemplar zurück.

Es ist schlanker als dieses, doch hat es die mediane dorsale Kielung und die Gestaltung des dorsalen (8.) Endsegments mit diesem gemeinsam. Die vorderen Segmente überragen jeweils die folgenden, doch liegen sie mit den Rändern anders als bei Fund 4.7 dicht an. Schließlich gibt es noch Ähnlichkeiten in der Ausgestaltung des ventral gelegenen Endsegments (9. erhaltenes, entspricht dem 10. Segment). Ein schmaler, rechteckiger Rahmen schließt wie bei 4.7 eine schlitzförmige Grube (After ?) ein. Im vorletzten Segment liegt dort, wo bei dem Vergleichsexemplar die beschriebene „Blase“ entspringt, eine querverlaufende, schmalovale Vertiefung (Genitalkammer ?).

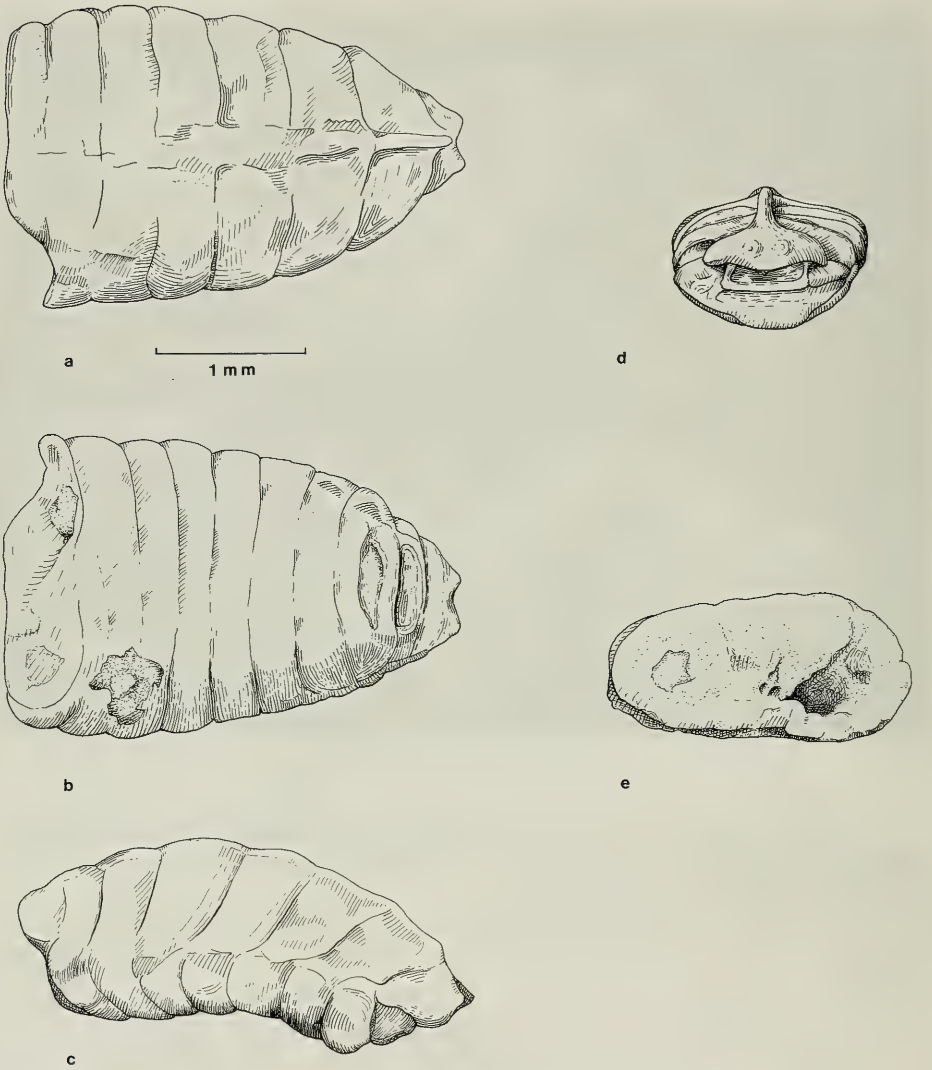


Abb. 9. Abdomen eines Insekts (Hymenoptera ?). SMNS 62812/8.
a: dorsal, b: ventral, c: lateral von links, d: Ansicht des Abdominalendes, e: Frontansicht.

Während linksseitig keine Stigmen erkennbar sind, sind rechtsseitig Spuren solcher vom 2. bis 5. erhaltenen Segment erkennbar.

Die Abbruchfläche des Abdomens mit 1,0 mm Höhe ist leicht asymmetrisch oval. In der Ansicht rechts befindet sich eine Höhlung (Coelom ?) (Abb. 9 e), an der entsprechenden Stelle auf der linken Seite fällt ein etwa gleichgroßer Bereich durch Verfärbung auf. Ein etwaiger Darm ist diesmal im Zentrum nicht auszumachen.

Die festgestellten Übereinstimmungen deuten darauf, daß dieses Objekt ebenso wie die Puppe (Fund 4.7) zur Ordnung Hymenoptera gehören.

Fund 4.9 (SMNS 62812/9)

Abb. 10 a-e

Abdominalfragment (5 Segmente) eines Insekts

Der Abdomenrest ist 1,7 mm lang, 1,5 mm breit und 1,0 mm hoch. Das Hinterende ist stumpf gerundet. Die Tergite sind oberflächlich glatt, eine Kielung in der Mitte fehlt hier offenbar (Abb. 10 a). Die beiden vorderen der insgesamt fünf erhaltenen Tergite weisen seitlich auf der Dorsalseite kurze Ausschweifungen nach hinten auf. Das dritte ragt im gesamten Mittelbereich nach hinten vor. Der Hinterrand des vierten ist unauffällig. Das Endsegment ist sehr schmal und hat in der Mitte eine kleine Einkerbung, unter der eine winzige Grube (After ?) liegt (Abb. 10 d). Ventral ragen die Tergite, die die Sternite überdachen, nach vorn vor und bilden dadurch mit den zahnartigen Rändern der Sternite auffällige Zickzackmuster im Randbereich. Hier weisen auch beiderseits mehr oder weniger am Vorderrand der Sternite angeordnete Grübchen auf Stigmen hin. Dem „letzten“ Sternit fehlt eine solche Ausstattung. Die vorderen drei Sternite tragen median am Hinterrand eine Einkerbung, das drittletzte einen breiteren Vorsprung (Abb. 10 b). Sowohl Tergite als auch Sternite greifen in ihrer Abfolge schindelartig übereinander (Abb. 10 c).

Im vorderen Querschnitt (Abb. 10 e) bilden die Tergite ein flaches gleichschenkliges Dreieck, die Sternite erscheinen medial zusammengedrückt und laufen seitlich flach aus. Die Aufsicht auf die Abdomen„spitze“ (Abb. 10 d) läßt zwischen den letzten aufeinanderstoßenden dorsalen und ventralen Segmentteilen in der Mitte eine spaltförmige Aussparung erkennen, die ein Drittel der Abdomenbreite einnimmt. Es öffnet

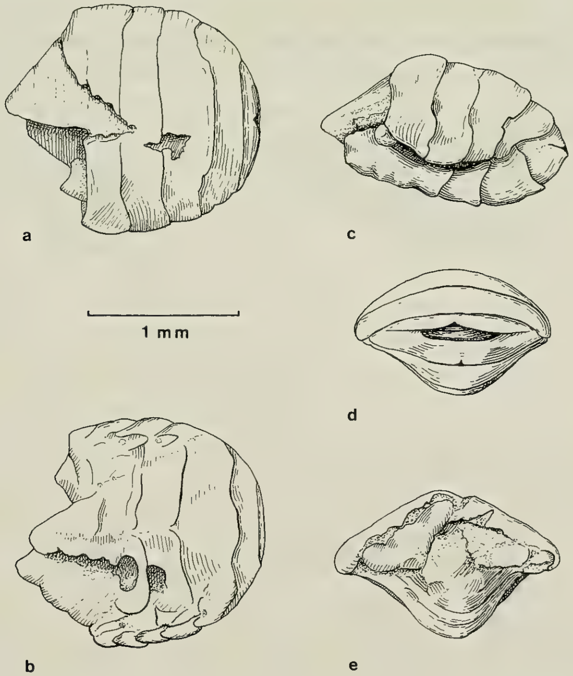


Abb. 10. Abdominalfragment eines Insekts (Hymenoptera ?). SMNS 62812/9.
a: dorsal, b: ventral, c: lateral von links, d: Ansicht des Abdominalendes, e: Vorderansicht.

sich aber keine Höhlung wie bei Fund 4.7 oder 4.8, sondern es scheint, als ob hier eine solche von weiteren Segmentbestandteilen verschlossen sei (Genitalkammer ?).

Die Art der Segmentüberdachung deutet auch hier wieder auf die Konfiguration bei Hymenopteren hin; freilich muß es sich um eine andere „Art“ handeln als bei den Funden 4.7 und 4.8.

Fund 4.10 (SMNS 62812/10)

Abb. 11 a-d

Isolierte Extremität einer Larve

Das stummelfußartig zugespitzte Objekt ist 1,6 mm lang, 0,8 mm breit und im Querschnitt etwa drehrund (Abb. 11 a-c). Es besteht aus sieben ringförmigen Segmenten, von denen die ersten fünf jeweils ca. 0,2 mm breit sind, in ihrem Umfang aber kontinuierlich abnehmen. Der letzte Abschnitt der Extremität mit zwei bis drei undeutlich voneinander getrennten Segmenten ist durch den geringen Umfang deutlich gegen den anderen abgesetzt. An seinem Ende steht ein Klauenpaar, das je nach Beleuchtung und Stellung erkennbar ist. (Abb. 11 d).

Das abgebrochene Ende (Abb. 11 c) läßt im Innern eine Höhlung und eine dicke Wandung erkennen.

Fund 4.11 (SMNS 62812/11)

Abb. 12 a-b

Isolierter Cercus (?) oder Extremität (?)

Das hornartig gekrümmte, im Querschnitt ebenfalls drehrunde Gebilde entspricht in den Abmessungen dem vorherbeschriebenen Stück. Es ist wesentlich dünnwandiger als dieses. Eine Segmentierung wird eher durch das durchscheinende

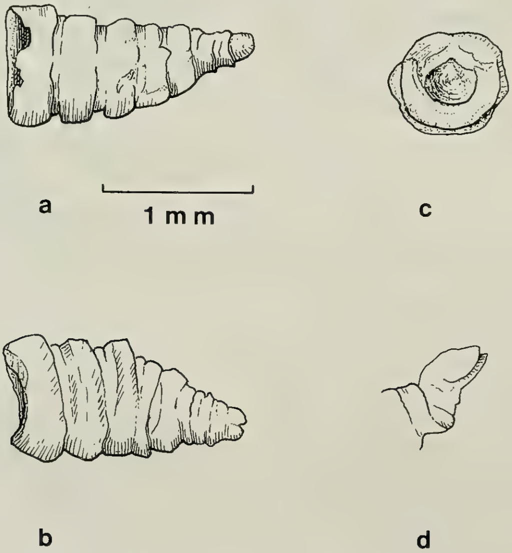


Abb. 11. Isolierte Extremität einer Larve. SMNS 62812/10.
a: „Oberseite“, b: Gegenseite, c: Frontalansicht des Grundsegments, d: Extremitätenende seitlich.

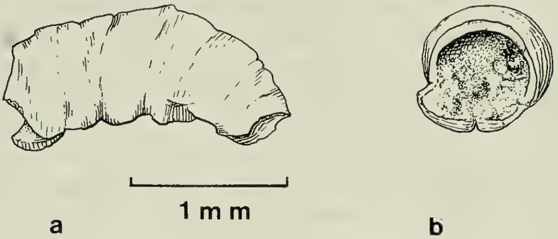


Abb. 12. Isolierter, fragmentärer Körperanhang. SMNS 62812/11.
a: Seitenansicht, b: Frontalansicht des Grundsegments.

Licht und seine Schattierung als durch die Oberflächenstrukturierung kenntlich. So ist eine undeutliche Gliederung in sechs Abschnitte erkennbar (Abb. 12 a). Die Spitze fehlt. Am unteren Ende sieht man in einen Hohlraum, der zum Teil durch kristalline Gebilde, die von der Innenwand ausgehen, erfüllt wird (Abb. 12 b).

Ob es sich auch um eine Extremität wie beim Fund 4.10 handelt oder wegen der erwähnten Unterschiede um einen abgebrochenen Cercus, ist nicht entscheidbar.

Fund 4.12 (SMNS 62812/12)

Abb. 13 a-c

Fragment eines kleineren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?)

Das Fragment ist 1,3 mm lang, 1,2 mm breit und an der Schmalseite 0,4 mm dick. Die Segmentierung ist zwar nicht so scharf wie bei den Insektenresten, doch lassen sich sechs Abschnitte von 0,2 mm unterscheiden. Jeder von ihnen scheint noch einmal durch eine undeutliche Querfalte unterteilt.

Das fossile Material erwies sich bei der Berührung mit einer Federpinzette als porös und instabil, vielleicht ein Hinweis auf die Wurmnatur, deren Cuticula offenbar anders fossilisiert als das chitinöse Exoskelett der bisher beschriebenen Insekten.

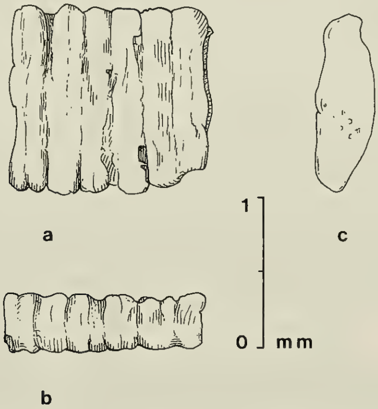


Abb. 13. Fragment eines kleineren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?). SMNS 62812/12.
a: Breitseite, b: Schmalseite, c: „Querschnitt“ am linken Fragmentende.

Fund 4.13 (SMNS 62812/13)

Abb. 14 a-c

Fragment eines kleineren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?)

In der Größenordnung und Gestalt kommt das Fundstück dem vorherigen sehr nahe. Auf 1,8 mm Länge kommen acht undeutlich voneinanderabgesetzte Segmente. Die Dicke der Schmalseite entspricht mit 0,4 mm derjenigen von Fund 4.12. Die Breite des Exemplars ist mit 1,0 mm etwas geringer.

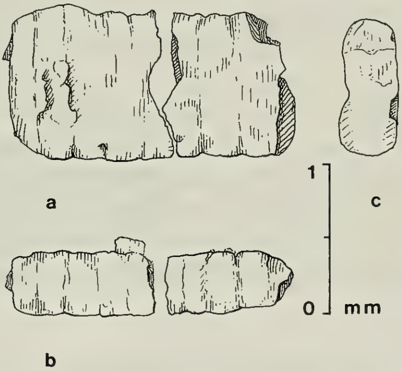


Abb. 14. Fragment eines kleineren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?). SMNS 62812/13.
a: Breitseite, b: Schmalseite, c: „Querschnitt“ am rechten Fragmentende.

Fund 4.14 (SMNS 62812/14)

Abb.15 a-c

Fragment eines größeren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?)

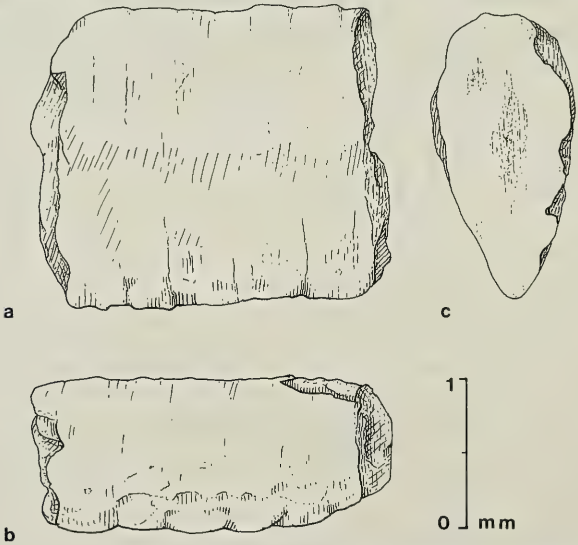


Abb. 15. Fragment eines größeren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?). SMNS 62812/14.
a: Breitseite, b: Schmalseite, c: „Querschnitt“ am linken Fragmentende.

Das vorliegende Exemplar hat größere Dimensionen als die beiden vorhergehenden. Es ist etwa doppelt so breit (2,0 mm) und zweieinhalbmal so dick. Fünf scharf abgegrenzte Segmente verteilen sich auf 2,0 mm Länge. Der Querschnitt hat einen spitzeiförmigen Umriß, mit einer linsenförmigen Eindellung im Mittelbereich.

Fund 4.15 (SMNS 62812/15)

Abb. 16 a-c

Fragment eines größeren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?)

Dieses Exemplar entspricht dimensionell mit geringfügiger Abweichung in der Breite (1,8 mm) dem vorherigen. Es umfaßt fünf Segmente; der Querschnitt ist elliptisch mit zwei unregelmäßig begrenzten Gruben im Inneren.

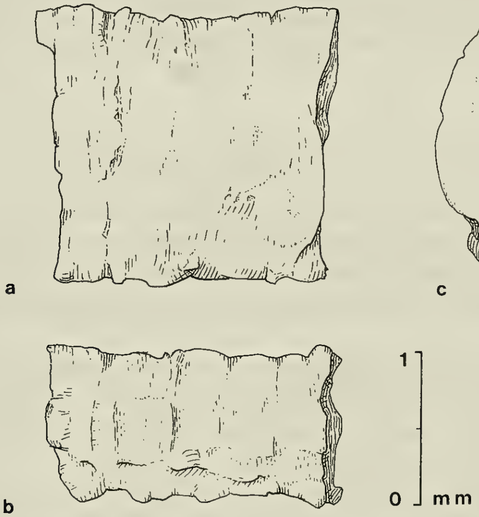


Abb. 16. Fragment eines größeren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?). SMNS 62812/15.
a: Breitseite, b: Schmalseite, c: „Querschnitt“ am rechten Fragmentende.

Fund 4.16 (SMNS 62812/16)

Abb. 17 a-b

Fragment eines größeren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?)

Das Fragment ist zylindrisch mit einem Durchmesser von 1,4 mm. Der erhaltene Abschnitt ist 2,0 mm lang und besteht aus sechs unscharf begrenzten Segmenten. Einer der Querschnitte trägt in der „unteren“ Hälfte zwei symmetrisch angeordnete Gruben.

5. Vertebratenfauna

Außer Reptilienresten von z. B. Testudinaten, Lacertiliern und Ophidien wurden auch Insektivoren und Nager, wie der häufige *Pseudosciurus suevicus* HENSEL sowie etwa 17 Huftierarten aus „Ronheim 1“ bekannt. In der entsprechenden Auflistung

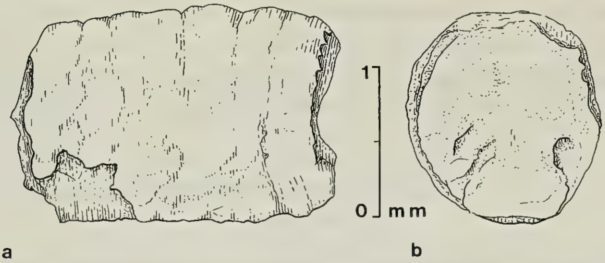


Abb. 17. Fragment eines größeren wurmartigen Gliedertieres, Annelida, Hirudinea (?). SMNS 62812/16.
a: Seitenansicht, b: „Querschnitt" am rechten Fragmentende.

von Heissig (1978: 259 bzw. 269) kann allerdings *Bunobrachyodus* sp. gestrichen und *Elomeryx crispus crispus* (Gervais) aufgenommen werden (Hellmund 1991: 11-12, 32) werden.

6. Paläoökologie und Stratigraphie

Von Heissig (1978: 279) wird die Karstspaltenfüllung „Ronheim 1" aufgrund ihrer Bohnerzbildungen und ihres fossilen Wirbeltierinhalts einer klimatischen Mischzone zwischen trocken und feucht zugerechnet. Heissig erschließt für diesen Zeitabschnitt eine buschbestandene Savannenlandschaft mit gewässerbegleitenden Galeriewäldern.

Die Insekten- und Annelidenfunde lassen wegen ihrer verhältnismäßig geringen Anzahl und wegen der nicht näheren Bestimmung auf dem Niveau der Ordnung kaum Schlüsse in paläoökologischer Hinsicht zu. Lediglich das Vorhandensein von Annelidenresten schließt ein ausgesprochen arides Klima aus.

Die Fundstelle „Ronheim 1" wird dem Standard Level MP 22 (Villebramar) zugeordnet, was dem Mitteloligozän entspricht (vgl. Schmitt-Kittler 1987: 18).

Dank

Die Röntgenspektralanalysen des Materials wurden am Hygiene-Institut der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität in Bonn ausgeführt. Hierfür sind wir Herrn Prof. Dr. D. Schoenen, Frau Dr. L. Helfgen und Frau S. Glatz zu Dank verpflichtet. Herr Dr. Th. Witzke (Halle/Saale) kommentierte freundlicherweise die röntgenspektralanalytischen Kurven. Die Herstellung der REM-Aufnahmen (Abb. 2 g-h) verdanken wir Frau Dr. L. Helfgen (Bonn). Herr Dr. G. Bloos (Stuttgart) übernahm dankenswerterweise die redaktionelle Betreuung der Arbeit.

Literatur

Bachmeyer, F. (1953): Die Myriapodenreste aus der altpleistozänen Spaltenfüllung von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). – Sitzber. Österr. Akad. Wiss., math. – naturwiss. Kl., Abt. I, **162**: 25-30; Wien.

Handschin, E. (1944): Insekten aus den Phosphoriten des Quercy. – Schweiz. paläont. Abh., **64**/4, 23 S., 3 Taf., 7 Abb.; Basel.

Heissig, K. (1978): Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **18**: 237-288, 7 Abb.; München.

HELLMUND, M. (1991): Revision der europäischen Species der Gattung *Elomeryx* MARSH 1894 (Anthracotheriidae, Artiodactyla, Mammalia) – Odontologische Untersuchungen. – Palaeontographica, A, **220**/1-3: 1–101, 12 Taf., 36 Abb., 9 Tab.; Stuttgart.

SCHMIDT-KITTLER, N. (ed.) (1987): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene – Mainz, February 18th-21st 1987. – Münchner geowiss. Abh., A, **10**, 311 S., zahlr. Abb.; München.

THEVENIN, A. (1903): Etude géologique de la bordure sud-ouest du Massif Central. – Bull. Serv. Carte géol., **14**: 353–548, 51 Abb.; Paris.

TRISCHLER, J. & WINKLER, H. (1968): Eine neue unteroligozäne Spaltenfüllung bei Harburg im Ries. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **8**: 323-326, 1 Abb., 1 Tab.; München.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Meinolf Hellmund, Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Domstr. 5, D-06108 Halle (Saale).
Studiendirektor i. R. Winfried Hellmund, von-Loe-Str. 31, D-53840 Troisdorf.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 242	33 S., 5 Taf., 2 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 30. 9. 1996

QE
1
S937
NH

Echinodermata aus dem Ober-Toarcium und Aalenium Deutschlands
II. Ophiuroidea

Echinodermata from the Upper Toarcian and the Aalenian of Germany II. Ophiuroidea

Von Manfred Kutscher, Sassnitz

Mit 5 Tafeln, 2 Abbildungen und 1 Tabelle

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Summary

Ophiuroidea from horizons rich in echinoderms from the Upper Toarcian and from the Aalenian found in Schömberg near Balingen, Quedlinburg, Mistelgau near Bayreuth, and Geisingen/Donau are described. By means of their lateralia 14 species of Ophiuroidea can be distinguished; their stratigraphic significance is discussed.

Ophiotrapezium spinulosum n. g. n. sp. and *Ophiarachna*? *liasica* n. sp. are introduced as new species of Ophiuroidea, from which the first named is highly specialized.

Zusammenfassung

Aus echinodermenreichen Horizonten des Ober-Toarcium und Aalenium der Fundorte Schömberg bei Balingen, Quedlinburg, Mistelgau bei Bayreuth und Geisingen/Donau werden an Hand ihrer Lateralia 14 Ophiurenarten beschrieben und ihre Eignung als stratigraphische Zeitmarken diskutiert.

Es werden mit *Ophiotrapezium spinulosum* n. g. n. sp. und *Ophiarachna*? *liasica* n. sp. zwei neue Ophiurenarten vorgestellt, von denen die erstgenannte durch starke Spezialisierung auffällt.

Inhalt

1. Einleitung 1
2. Fundorte 3
    2.1. Schömberg bei Balingen (Proben 1–4) 3
    2.2. Quedlinburg/Harz (Probe 5) 3
    2.3. Mistelgau bei Bayreuth (Probe 6) 3
    2.4. Geisingen/Donau (Proben 7–8) 3
3. Namengebung und Material 4
4. Beschreibung 6
    Gattung *Ophiotrapezium* n. g. 6
        Ophiotrapezium spinulosum n. sp. 6

Gattung *Ophiomusium* LYMAN 1869 8
  Ophiomusium geisingense KUTSCHER 1992 8
  Ophiomusium scabrum HESS 1962 8
Gattung *Sinosura* HESS 1964 9
  Sinosura schneideri KUTSCHER 1987 9
  Sinosura brodiei (WRIGHT 1866) 10
  Sinosura sp. 11
Arten unsicherer Gattungszugehörigkeit 12
  Sigsbeia? *lunaris* (HESS 1962) 12
  Ophiopetra? *oertlii* (HESS 1965) 14
  Ophiocten? *seeweni* KUTSCHER & HARY 1991 15
  Ophiura? *astonensis* HEES 1964 15
  Ophiarachna? *liasica* n. sp. 16
  Ophiacantha? *toarcensis* HESS 1962 17
  Ophiacantha? cf. *dorecki* HESS 1962 18
  Ophiopholis? *trispinosa* HESS 1965 19
Ophiuren-Skelettelemente unsicherer Artzugehörigkeit 20
5. Literatur 22
Tafeln 24

1. Einleitung

In Schlämmproben vieler, vor allem tonig-mergeliger Sedimente lassen sich oft sehr zahlreich die Reste mazerierter Echinodermen finden. Diese Skelettelemente fanden bisher zumeist nicht die Aufmerksamkeit, die sie verdienen, erweitern sie doch das Faunenbild des entsprechenden Lebensraumes und lassen oft Rückschlüsse auf die Ökologie zu.

Unter den Echinodermenskleriten überwiegen die der Ophiuren bei weitem. Die Überzahl ist zum einen in der höheren Arten- und Individuenzahl (rezent sind 5 000 bis 10 000 Exemplare/m^2 keine Seltenheit) begründet, und zum anderen basiert sie auf der hohen Zahl der einzelnen Elemente je Individuum.

Die nachfolgenden Bemerkungen berücksichtigen echinodermenreiche Horizonte aus dem Ober-Toarcium und Aalenium von Schömberg bei Balingen, Geisingen/Donau, Mistelgau bei Bayreuth und Quedlinburg/Harz.

Die Echinodermen werden in einer Reihe von Arbeiten beschrieben. Der vorliegende Teil II ist den Ophiuren gewidmet. Weitere Teile werden sich mit den Asteriden, Echiniden und Holothurien befassen. JÄGER (1995) hat bereits die Cyrtocriniden und Millericriniden beschrieben (Teil I der Reihe).

Dank

Herrn Dr. M. Jäger, Rosenfeld, danke ich für die Unterstützung und Bereitstellung des Echinodermenmaterials von Schömberg, Balingen und dem Watton Cliff.

Herr Ch. Bock, Glashütten, und die Herren H. und Ch. Löser, Dresden, stellten Probenmaterial und/oder geschlämmtes Material von Mistelgau und Quedlinburg zur Verfügung. Ihnen sei an dieser Stelle ebenfalls gedankt.

Prof. Dr. E. Herrig, Greifswald, danke ich für die Unterstützung bei der stratigraphischen Einstufung des Quedlinburger Materials ebenso wie Dr. W. Ernst.

Herrn Fischer, Greifswald, gebührt mein besonderer Dank für die Anfertigung der REM-Aufnahmen.

Herrn Dr. G. Bloos, Stuttgart, sei für die Möglichkeit, den Ophiuren-Teil der Echinodermen-Serie ebenfalls in den „Stuttgarter Beiträgen zur Naturkunde“ zu veröffentlichen, und für seine kritische Durchsicht des Manuskripts gedankt.

2. Fundorte

Die nachstehenden Angaben sind eine Kurzfassung der sehr detaillierten Angaben bei Jäger (1995).

2.1. Schömberg bei Balingen (Proben 1–4)

Die untersuchten Proben stammen aus dem Neubaugebiet (1990) nördlich der Straße Schömberg–Ratshausen. Hier liegt über dem Ölschiefer des Lias (Unter-Toarcium) und über der als harter Kalkstein ausgebildeten *Monotis*-Bank eine etwa 5 cm mächtige mergelige Aufarbeitungszone mit Echinodermenresten, Belemniten, Fischzähnen und meist schlecht erhaltenen Ammoniten der *bifrons*-Zone des oberen Unter-Toarcium. Die Ablagerung dieses Horizonts erfolgte vermutlich im mittleren Ober-Toarcium, da Hinweise auf die *variabilis*-Zone des unteren Ober-Toarcium fehlen.

Die Echinodermensklerite besitzen bei weitem nicht die vorzügliche Erhaltung des Materials von Quedinburg und Mistelgau.

2.2. Quedlinburg/Harz (Probe 5)

Das Material entstammt einem Acker nordwestlich von Quedlinburg im Bereich der Seweckenberge. Auch hier handelt es sich um einen Aufarbeitungshorizont mit Ammoniten-Steinkernen, Belemnitenbruch und bewachsenen und/oder angebohrten Kalkgeoden. Die Echinodermensklerite befinden sich in einer geradezu makellosen Erhaltung. Sie sind in jedem Fall jünger als die auswertbaren Ammonitenbruchstücke, die bereits ins Ober-Toarcium zu stellen sind (*Pleurolytoceras hircinum*). Die Auswertung der Ostrakodenfauna durch E. Herrig (briefliche Mitteilung) ergab als Befund: Ober-Toarcium, sehr wahrscheinlich *aalensis*-Subzone. Ein Windungsbruchstück von *Pachylytoceras torulosum* weist allerdings auf das Unter-Aalenium hin.

2.3. Mistelgau bei Bayreuth (Probe 6)

Die ausgewertete Probe stammt aus der Ziegelei-Tongrube Mistelgau südlich des Ortes und östlich der Straße nach Ahorntal. Sie wurde kurz über der Lias-Dogger-Grenze im untersten Unter-Aalenium (*torulosum*-Subzone) entnommen. Schlämmproben aus der *levesquei*- und *aalensis*-Subzone führten keine auswertbaren Echinodermenreste, während die der *torulosum*-Subzone eine artenreiche Echinodermenfauna in guter Erhaltung aufwies.

2.4. Geisingen/Donau (Proben 7–8)

In der Tongrube Geisingen der Breisgauer Portland-Cementfabrik ist das höhere Aalenium und tiefste Bajocium aufgeschlossen. Die Proben der Horizonte 7 und 8 entstammen einer rotbraunen Bank im höchsten Opalinus-Ton, die 1989/90 die Sohle der Grube bildete, und einer weiteren, die identisch ist mit Schicht 6 bei Dietl & Rieber (1980) und das zeitliche Äquivalent der *staufensis*-Bank darstellt.

Die Erhaltung der Echinodermenreste ist durch Abrollung und Sammelkristallisation beeinträchtigt.

3. Namengebung und Material

Hess (1962) diskutiert die taxionomische Bedeutung der Ophiuren-Skelettelemente und stellt dabei fest, daß nur wenige der isolierten, jeweils zu einem Exemplar gehörenden Skelettelemente genügend Merkmale aufweisen, um für derartige Untersuchungen herangezogen werden zu können. Selbst dann gelingt es nicht, oder nicht mit ausreichender Sicherheit, die einzelnen Elemente zu Arten zu ordnen.

Bei der Wertung der Eignung der einzelnen Skelettelemente für taxionomische Fragestellungen erwiesen sich vor allem die Lateralschilder als geeignet, während Wirbel, Radialschilder und Bursalspangen nur in Ausnahmefällen ausreichende Hinweise bieten, da es selten gelingt, sie sicher mit den Lateralschildern bzw. untereinander zu kombinieren.

So kritisieren Rasmussen (1951) und Hess (1962) zu Recht die Methode von Müller (1950), der eine Anzahl neuer Arten auf Ophiuren-Wirbeln begründet und versucht, die übrigen Elemente auf Grund morphologischer und mengenstatistischer Befunde zuzuordnen. Das muß vor allem dann in Zweifel gezogen werden, wenn nicht wie bei Müller sechs Ophiuren-Arten im oberen Unter-Maastrichtium von Rügen, sondern etwa 30 Arten vorliegen (neuere Untersuchungen).

Tab. 1. Verbreitung und Häufigkeit der Ophiurenarten im Probenmaterial (anhand der Lateralschilder).

	Watton Cliff, Dorset	Schömberg	Quedlinburg	Mistelgau	Geisingen
Ophiotrapezium spinulosum	-	-	h	s	-
Ophiomusium geisingense	sh	h	sh	ss	sh
Ophiomusium scabrum	s	s	sh	ss	-
Sinosura schneideri	-	-	sh	ss	s
Sinosura brodiei	h	s	sh	s	h
Sinosura sp.	-	-	–	-	ss
Sigsbeia? lunaris	ss	-	s	h	ss
Ophiopetra? oertlii	-	-	s	ss	s
Ophiocten? seeweni	ss	s	sh	s	-
Ophiura? astonensis	-	ss	sh	ss	h
Ophiacantha? toarcensis	s	-	sh	h	-
Ophiacantha? cf. *dorecki*	-	-	s	s	-
Ophiarachna? liasica	s	h	sh	ss	h
Ophiopholis? trispinosa	ss	ss	ss	-	ss
Palaeocoma milleri	h	-	-	-	-
Ophiacantha? cf. *toarcensis*	s	-	-	-	-
Hemieuryale? sp.	ss	-	-	-	-

Abkürzungen: ss = sehr selten, s = selten, h = häufig, sh = sehr häufig.
Weitere Erläuterungen in Kap. 3.

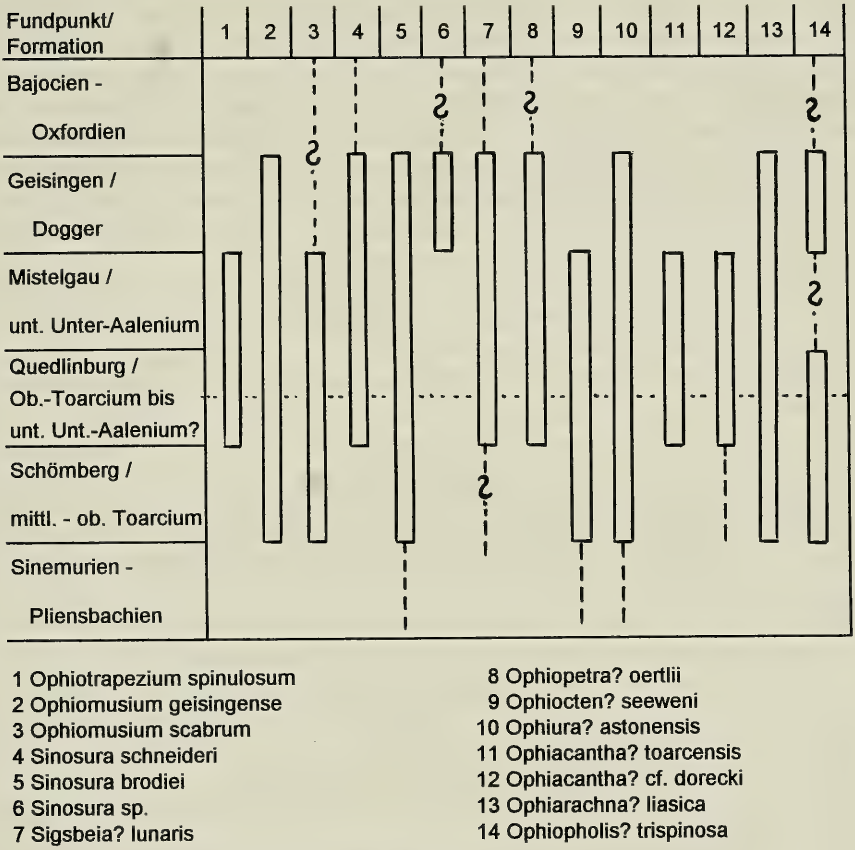


Abb. 1. Verbreitung der beschriebenen Ophiuren-Arten.

Eine Gattungsdiagnose erfordert bei den Ophiuren (und nicht nur bei diesen) eine Vielzahl von Merkmalen. Bei isolierten Resten muß deshalb die Schaffung neuer Gattungen weitestgehend abgelehnt werden.

Deshalb ist für die Benennung der auf isolierten Skelettelementen (vorwiegend Lateralschildern) beruhenden Arten die Verwendung der offenen Namensgebung unter Bezug auf eine fossile ode rezente Gattung zumeist am geeignetsten. Dabei muß, um Fehldeutungen zu vermeiden, den Merkmalsschwankungen Rechnung getragen werden, die darauf basieren, daß wichtige Merkmale innerhalb eines Individuums je nach Alter und Lage des Elements im Skelett abweichen.

Das vorliegende Material ist, wie bereits im Kapitel 2 erwähnt, unterschiedlich in Qualität und Quantität wie auch im Arteninventar.

Bei der Beschreibung der Arten wird auch auf das Vorkommen an den einzelnen Fundorten hingewiesen. Tab. 1 ergänzt diese Angaben um die Häufigkeit. Die dortigen Angaben sind allerdings weniger im Verhältnis von Fundort zu Fundort als eher zueinander an einem Fundort zu sehen, da zum einen die Masse des Ausgangsmaterials nicht vergleichbar ist und außerdem erhebliche Unterschiede in den Überlieferungsbedingungen und der Erhaltung der Reste bestehen.

Das abgebildete und dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart zur Verwahrung übergebene Material (SMNS Inv.-Nr. 62663–62689) stammt ausschließlich aus dem Bereich Toarcium-Aalenium der Seweckenberge von Quedlinburg.

Das gesamte weitere Material befindet sich in der Sammlung des Verfassers unter den Sammlungsnummern 1848 (Quedlinburg), 1929 (Mistelgau), 1930 (Schömberg) und 1931 (Geisingen). Das zusätzlich hinzugezogene Material vom Watton Cliff befindet sich ebenfalls in der Sammlung des Verfassers (Sammlungs-Nr. 1932).

4. Beschreibung

Gattung *Ophiotrapezium* n. g.

Typusart: *Ophiotrapezium spinulosum* n. sp.

Derivatio nominis: ophis (gr.) = Schlange, trapezium (lat.) = Trapez, nach dem trapezförmigen Armquerschnitt.

Diagnose. – Schlangenstern, dessen Arme im Querschnitt die Form eines Trapezes aufweisen. Dorsalschilder breit, flach gewölbt. Lateralschilder mit größerer Seiten- und kleiner Ventralfläche, mit einem weit ins Innere ragenden Flügel und deutlichen Tentakelporen. Wirbel mit sehr breiter Ventralfurche, auffälligen lateralen Artikulationselementen und einer hinter den distalen Muskelansatzflächen gelegenen Füßchengrube.

Ophiotrapezium spinulosum n. g. n. sp.

Taf. 1, Fig. 1–5, Taf. 4, Fig. 7 a, b

Holotypus: Lateralschild, Orig. zu Taf. 1, Fig. 2, SMNS Nr. 62663/2.

Locus typicus: Quedlinburg, Seweckenberge.

Stratum typicum: Ober-Toarcium bis Unter-Aalenium.

Derivatio nominis: spinulosus (lat.) = reich an kleinen Dornen, nach der auffälligen Skulptur der Lateralschilder.

Diagnose. – Siehe Gattungsdiagnose, da die Art einer monotypischen Gattung angehört. Ergänzend muß die sehr starke Bedornung der Außenflächen der Lateralschilder und Dorsalschilder erwähnt werden.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 1, Fig. 1–5). – Die Lateralschilder der eher kleinen Ophiurenart besitzen im proximalen Armbereich eine kleine Ventral- und eine dop-

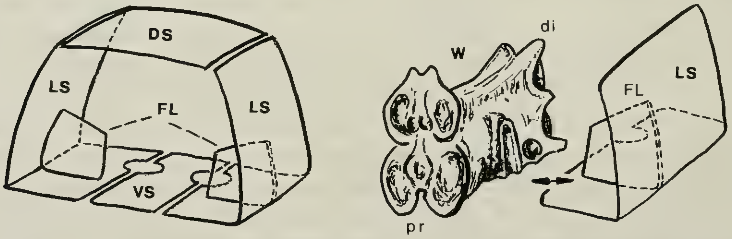


Abb. 2. *Ophiotrapezium spinulosum* n. g. n. sp., Schematischer Aufbau eines Armsegments, di – distal, DS – Dorsalschild, FL – Flügel, LS – Lateralschild, pr – proximal, VS – Ventralschild, W – Wirbel

pelt so große Lateralfläche. Die beiden Flächen schließen einen Winkel von etwa 80° ein. Dieser Winkel wird auch bei distalen Schildern kaum unterschritten.

Alle Lateralschilder zeigen deutliche Tentakelporen-Ausschnitte. Auf der Innenseite befindet sich proximalwärts der Tentakelpore ein auffälliger Flügel, der an der Innenseite der Ventralfläche beginnt, einen Winkel von etwa 40° einschließt und auf der halben Höhe der Lateralseite endet (Abb. 2).

Auf der Außenseite, direkt im Berührungsbereich der beiden Flächen, steht am Proximalrand ein gratartiger Pfeiler, dem auf der Innenseite distal eine schmale Rinne entspricht.

Die Skulptur der Außenfläche wird von einer starken Bedornung gebildet, die bis in die Stachelwarzen reicht und lediglich distal eine schmale Zunge und den proximalen Rand ausläßt.

Da die Bedornung in die Warzen übergeht, sind diese nur schwer zu erkennen. Proximale Schilder tragen 6–7 Warzen, wobei die ventrale, direkt im Knick stehende die größte ist.

Wirbel (Taf. 4, 7 a–b). – Die dorsal sattelförmig eingetieften Wirbel besitzen eine breite Dorsal- und eine breite, tiefe Ventralrinne. Auffällig ist, daß die Füßchengrube noch vor der distal-dorsalen Muskelansatzfläche liegt, während sie sich bei den meisten anderen Ophiurenarten unterhalb derselben befindet.

Von besonderer Bedeutung ist, daß der sonst bei Ophiurenwirbeln ausgebildete seitliche Wulst bei *O. spinulosum* n. g. n. sp. zu einem hervorstehenden „Wall“ umgewandelt ist, der seitlich von zwei Graten begrenzt wird, die dorsal U-förmig verbunden sind.

In die so entstandene Rinne greift der Flügel der Lateralschilder (Abb. 1). Durch die breiten Furchen und das auffällige Seitenelement sind die Wirbel von allen anderen zu unterscheiden.

Dorsalschilder. – Die ebenfalls bedornten Dorsalschilder sind proximal breiter als lang und schwach gewölbt.

Ventralschilder konnten nicht geborgen werden.

An Hand der auffälligen Bedornung können möglicherweise Adoralschilder dieser Art zugeordnet werden, deren Außenfläche relativ groß ist und deren Bau die Schlußfolgerung zuläßt, daß sie nicht proximal vor dem Oralschild zusammenstießen.

Bemerkungen

Weder die Lateralschilder noch die Wirbel sind mit anderen rezenten oder fossilen Ophiuren-Resten vergleichbar. Da der Scheibenaufbau nicht bekannt ist, kann über die Stellung dieser Gattung im System der rezenten Ophiuren vorläufig nichts ausgesagt werden.

Sicher ist, daß es sich um eine sehr spezialisierte Art handeln dürfte, bei der die Beweglichkeit der Arme wegen der besonderen Verbindung von Wirbel zu Lateralschild und von Lateralschild zu Lateralschild sehr stark eingeschränkt war.

Die relativ breiten Arme und die bis in die Armspitzen reichenden Tentakelporen lassen den Schluß zu, daß es sich um eine auf lockerem Sediment lebende, relativ starre Form gehandelt haben muß.

Die Tatsache, daß sie nur im Horizont 5 (Quedlinburg) und Horizont 6 (Mistelgau) nachzuweisen war, hat wohl eher fazielle als stratigraphische Gründe.

Hess (1960) beschreibt mit *Ophiotrigonum oxfordiense* eine Ophiurenart, bei der die Verbindung zwischen Wirbel und Lateralschild ein genau umgekehrtes Verhältnis zeigt. Die aus dem Malm (Renggeri-Ton) von Les Rouges-Terres stammenden Reste besitzen Wirbel mit einem mittleren Flügel, dessen äußerster Teil sich zwischen ein Flügelpaar der Lateralschilder schiebt. Auch für sie gilt eine abweichende Anatomie der Muskelansatzflächen der Wirbel. Bei dieser Art ist der Armquerschnitt jedoch dreikantig.

Trotz des abweichenden Armquerschnittes und Innenbaus scheint es denkbar, daß sich *Ophiotrigonum oxfordiense* Hess von *Ophiotrapezium spinulosum* n. g. n. sp. herleiten läßt.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau.

Gattung *Ophiomusium* Lyman 1869

Ophiomusium geisingense Kutscher 1992

Taf. 1, Fig. 6–10

*1992 *Ophiomusium geisingense* n. sp. – Kutscher, S. 25, Abb. 1, Taf. 1 und 2.

Von dieser typischen *Ophiomusium*-Art liegen zahlreiche komplette Individuen aus dem Unteren Toarcium von Bachhausen (Main-Donau-Kanal) vor, die Kutscher (1992) ausführlich beschreibt. Er bezieht dabei die isolierten Skelettelemente von Quedlinburg, Mistelgau, Schömberg und Geisingen mit ein, so daß an dieser Stelle darauf verwiesen werden kann.

Kutscher (1992) diskutiert auch die Unterschiede von *Ophiomusium geisingense* (Taf. 1, Fig. 6–10) zu den anderen bekannten *Ophiomusium*-Arten.

Ophiomusium geisingense Kutscher schließt zusammen mit der schon aus dem Unteren Toarcium von Seewen bekannten *Ophiomusium scabrum* Hess eine Kenntnislücke innerhalb dieser Gattung für das Obere Toarcium und Untere Aalenium.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau, Schömberg, Geisingen.

Ophiomusium scabrum Hess 1962

Taf. 1, Fig. 11–15

*1962 *Ophiomusium scabrum* n. sp. – Hess, S. 647, Abb. 75–78, 118–121.
1975 *Ophiomusium scabrum* Hess. – Hess, S. 42, Taf. 9, Fig. 4. – [1975c]

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 1, Fig. 11–15). – Die eher kleinen, aber sehr kräftigen Lateralschilder besitzen eine grobkörnige Außenflächenskulptur. Der extrem breite Proximalrand ist dagegen glatt, so daß bei guter Erhaltung die Echinodermen-Skelettstruktur deutlich wird. Bei den meisten Schildern ist dieser Rand stark aufgeworfen und geht nach einer Einschnürung abrupt in die granulierte Fläche über. Eine im granulierten Teil auftretende nochmalige Einschnürung wird dadurch hervorgerufen, daß die Stachelwarzen auf einem Wulst stehen. Die grobkörnige Außenfläche bezieht die Stachelwarzen mit ein, so daß ihre Anordnung trotz ihrer Größe schwer auszumachen ist.

Auf besagtem „Wulst“ stehen bis zu 6 große Stachelwarzen, deren Bau auf eine abstehende Stachelwehr schließen läßt. Bei den proximalen Schildern beginnt der „Stachelwarzen-Wulst“ vor der Tentakelpore und erstreckt sich über die gesamte

Höhe, wobei er proximalwärts zurückweicht. Die Warzen verteilen sich gleichmäßig auf die gesamte Länge des Wulstes.

Distale Schilder tragen oft nur 3 Warzen. Bei ihnen steht der Wulst parallel zum distalen Rand.

Bis weit in den Arm hinein sind Tentakelporen-Ausschnitte oder Poren für die Tentakeln zu beobachten.

Die Innenansicht der Lateralschilder ist *Ophiomusium*-typisch. Auffällig ist, daß bei allen Schildern die dorsale Innenkante so weit eingebuchtet ist, daß die Außenskulptur sichtbar wird. Dieses Merkmal läßt schon von der Innenseite her in Mikroproben eine Zuordnung zu.

Bemerkungen

Hess (1962) gibt eine ausführliche Beschreibung dieser sehr typischen Lateralschilder. Seine Abbildungen 76–78 und 118 zeigen die Hauptmerkmale (1975c bildet er nochmals Abb. 118 ab). Die Zuordnung der Abbildungen 75 und 119–120 zu dieser Art ist allerdings fraglich. Trotz reichhaltigen Materials lagen mir derartige Abweichungen nicht vor. Die Anordnung der Warzen in Abb. 119–120 und das Aussehen des Proximalrandes von Abb. 75 lassen eher auf Lateralschilder der vorigen Art schließen (siehe Taf. 1, Fig. 6–7).

Lateralschilder von *Ophiomusium scabrum* sind mit keiner anderen Jura-Form zu verwechseln.

Die Lateralschilder der kräftig granulierten *O.? sinemurense* Kutscher & Hary sind rundlicher, besitzen keine auffälligen, auf einem Wulst stehenden Warzen und keine Einschnürungen.

Interessant für einen Vergleich sind nicht sehr häufig vorkommende Lateralschilder einer bisher unbekannten *Ophiomusium*-Art aus dem oberen Unter-Maastrichtium von Rügen. Diese Lateralschilder entsprechen den vorliegenden in allen Merkmalen, zeigen aber statt grober Körnung bei guter Erhaltung stumpfe Dornen.

Derzeit läßt sich nicht sagen, ob *O. scabrum* eine so große Reichweite hat, oder, was wahrscheinlicher ist, die Merkmale unter bestimmten Bedingungen neu auftreten.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau, Schömberg.

Gattung *Sinosura* Hess 1964

Sinosura schneideri Kutscher 1987

Taf. 3, Fig. 6–8

*1987 *Sinosura schneideri* n. sp. – Kutscher, S. 59, Taf. 4, Bild 4, 5.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 2, Fig. 6–8). – Die Lateralschilder besitzen eine genarbte Außenfläche, wobei die Narben sich teilweise in Querrichtung ordnen können, so daß eine Querstreifung entsteht. Diese typische Skulptur und die nicht eingeschnürte, gleichmäßig gebogene Außenfläche kennzeichnen die Schilder. Die Warzen (proximale Schilder tragen bis zu 8 Warzen, distale 3–4) stehen in gleichmäßiger Reihe hinter einer distalen Zunge, die besonders bei mittleren und distalen

Schildern deutlich ausgebildet ist. Die Stellung der Warzen zeigt abstehende Stacheln an.

Der proximale Rand ist glatt und trägt keine auffälligen Pfeiler oder Artikulationselemente.

Auf der Innenseite zeigt sich, ausgehend vom Tentakelporenausschnitt, ein schmaler Wulst, der sofort proximal abbiegt.

Tentakelporenausschnitte sind bei allen Lateralschildern zu beobachten.

Bemerkungen

Kutscher 1987 hat diese Ophiuren-Art aus Callovium-Geschieben beschrieben und bereits darauf hingewiesen, daß diese Schilder von allen anderen schon durch ihre Außenflächenskulptur abweichen. Von den *Sinosura*-Arten kommt im Vergleich nur *S. reicheli* Hess 1965 in Betracht. Bei den drei anderen Arten stehen die Warzen in Taschen, so daß sie anliegende Stacheln besaßen. *Sinosura reicheli* aus dem Renggeri-Ton von Longecombe (Unter-Oxford) besitzt keine genarbte Außenfläche, höchstens 4 Warzen, und auf der Innenseite ist ein zweifacher Wulst vorhanden.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau, Geisingen.

Sinosura brodiei (Wright 1866)

Taf. 2, Fig. 9–13

*1866 *Acroura Brodiei.* – Wright, S. 152, Taf. 17, Fig. 5.
1939 *Ophiura longivertebralis* n. sp. – Wolburg, S. 24, Taf. 1, Fig. 1–23, Taf. 2, Fig. 1–8.
1962 *Ophiopinna? helvetica.* – Hess, S. 623, Abb. 20–24, 34–35, 126.
1964 *Sinosura brodiei* (Wright 1866). – Hess, S. 776, Abb. 37–40, Taf. 1, Taf. 2, Fig. 1.
1975 *Sinosura brodiei* (Wright 1866). – Hess, S. 44, Taf. 10, Fig. 9. – [1975c]
1991 *Sinosura brodiei (*Wrigt). – Hess, S. 3, Abb. 1–5.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 2, Fig. 9–13). – Die relativ empfindlichen, mittelgroßen Lateralschilder sind zumeist geknickt oder abgewinkelt. Lediglich die distalen, äußerlich *Ophiomusium*-ähnlichen Schilder besitzen parallele Dorsal- und Ventralkanten.

Die Skulptur der gewinkelten, schwach konkaven Außenflächen besteht aus Querrunzeln, die sich proximal und ventral in zahlreiche Granulen auflösen.

Bei allen Schildern ist eine ausgeprägte Zunge vorhanden, an deren Übergang zur gerunzelten Außenfläche bei proximalen Schildern im allgemeinen 4 deutliche Stachelwarzen stehen, deren Ausbildung auf eine kaum abstehende Stachelwehr schließen läßt. Vereinzelt tragen proximale Schilder bis zu 6 Warzen. Distale Schilder besitzen 3 Warzen.

Bei allen Schildern sind Tentakelporen als Ausschnitte oder Bohrungen nachweisbar. Am proximalen Rand sind zwei schwache, aber deutliche Pfeiler ausgebildet, die mit gleichgearteten Kontaktflächen am Distalrand der Innenseite korrespondieren. Neben diesen Elementen und den Tentakelporenausschnitten weisen proximale und mittlere Schilder auf der Innenseite einen bogenförmigen, dorsoproximal orientierten Wulst und einen davor liegenden kleineren Höcker auf. Bei distalen Schildern sind diese Muskelansatzflächen auf zwei hintereinander liegende unterschiedlich große Höcker reduziert.

Der Bau der Lateralschilder läßt erkennen, daß sich die Schilder ventral und dorsal nicht berühren.

Bemerkungen

Hess (1962) beschreibt Lateralschilder aus dem Lias (Pliensbachium-Toarcium) von Seewen als *Ophiopinna*? *helvetica* n. sp. Beschreibung und Abbildung stimmen vollständig mit dem vorliegenden Material überein.

Aus dem Pliensbachium von Hewletts Hill bei Cheltenham beschreibt er (Hess 1964) *Sinosura brodiei* (Wright 1866) an Hand vollständiger Exemplare. Zu der neuen Gattung *Sinosura* stellt er nicht nur die vorliegende Art, sondern auch die von ihm provisorisch bei *Ophiopinna* untergebrachten Arten *O.*? *helvetica* Hess 1962; *O.*? *wolburgi* Hess 1960 und *Ophiopinna*? *derecta* Hess 1964. Er weist außerdem darauf hin, daß sowohl seine *O.*? *helvetica*, als auch die von Wolburg (1939) beschriebene *Ophiura longivertebralis* (es handelt sich um distale Lateralschilder und Wirbel) zu *Sinosura brodiei* (Wright) gehören.

Während die später beschriebenen Arten *Sinosura reicheli* Hess 1965 und *Sinosura schneideri* Kutscher 1987 für einen Vergleich nicht in Betracht kommen und *Sinosura wolburgi* (Hess 1960) zarte Lateralschilder mit einer dorso-proximal zurücklaufenden Warzenreihe besitzt, hat die Callovium-Art *S. derecta* Hess 1964 keine gerunzelte Außenfläche, eine höhere Anzahl von Pfeilern am Proximalrand, in Taschen liegende Stachelwarzen und auf der Innenseite einen gratähnlichen Wulst.

Größte Ähnlichkeit besteht zu der von Kutscher & Hary 1991 beschriebenen *Sinosura brodiei* (Wright) n. ssp.? Die aus dem Sinemurium von Luxemburg stammenden Lateralschilder sind zarter, die Querfältelung ist schwächer, die Warzenanzahl geringfügig höher und der vor dem Wulst gelegene Höcker ist nur selten ausgebildet.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau, Schömberg, Geisingen.

Sinosura sp.

Aus Geisingen liegen etwa 20 Lateralschilder vor, die keiner der vorgenannten Arten zugeordnet werden können.

Beschreibung

Lateralschilder. – Kleine, gewinkelte Lateralschilder mit fein quergestreifter Außenfläche und kräftigem Tentakelporenausschnitt.

Hinter einer distalen Zunge stehen 3 kleine Stachelwarzen (Extremfälle: 2 bzw. 4 Warzen). Die Warzen liegen in „Taschen“, die in die skulpturierte Außenfläche hineingreifen.

Lediglich auf der Ventralseite am Proximalrand scheint ein schwacher Pfeiler ausgebildet gewesen zu sein.

Auf der Innenseite finden sich neben einem mittelstarken Wulst keine nennenswerten Elemente.

Bemerkungen

Kutscher & Hary (1991) beschreiben ähnliche Lateralschilder aus dem Sinemurium von Luxemburg als *Sinosura* cf. *wolburgi*. Diese Lateralschilder zeigen aber eine mehr schuppige Querstreifung, eine größere Warzenanzahl und ein dorso-proximales Zurücklaufen der Warzenreihe, während bei den vorliegenden der dorsale Bereich frei von Warzen ist.

Von den *Sinosura*-Arten mit kleinen, in „Taschen" liegenden Warzen kann nur noch *Sinosura derecta* aus dem Callovium in den Vergleich einbezogen werden. Bei ihr stehen jedoch am Proximalrand zahlreiche Pfeiler, und die Außenfläche ist nicht quergestreift, sondern fein gekörnt.

Alle anderen *Sinosura*-Arten tragen auffällige, nicht in „Taschen" liegende Warzen und zeigen weitere Unterschiede im Habitus, bei der Gestaltung der Außen- und Innenseite und bei Anzahl und Gestalt der Warzen.

Da die Erhaltung der Lateralschilder und ihre geringe Anzahl nicht zulassen, sie einer Art zuzuordnen, werden sie, wegen der Ähnlichkeit mit *Sinosura wolburgi* zur Gattung *Sinosura* gestellt.

Möglicherweise stellen sie das Verbindungsglied zu der von KUTSCHER & HARY (1991) vermuteten stratigraphischen Reichweite von *Sinosura wolburgi* (HESS 1960) vom Sinemurium bis ins mittlere Oxfordium dar.

Arten unsicherer Gattungszugehörigkeit

Siehe hierzu die Bemerkungen in Kap. 3.

Sigsbeia? *lunaris* (HESS 1962)

Taf. 3, Fig. 6–8; Taf. 4, Fig. 12–14

*1962 *Hemieuryale*? *lunaris* n. sp. – HESS, S. 627 ff, Abb. 29–33, 45–47.
1964 *Hemieuryale*? *lunaris* HESS. – HESS, S. 762, Abb. 4–10.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 3, Fig. 6–8). – Die sichel- bis halbmondförmigen Schilder besitzen eine glatte Außenfläche ohne Einschnürung.

Die proximalen Schilder sind erheblich höher als lang und tragen bis zu 11 paarige Eindrücke am Distalrand. Dabei ist der innere Eindruck jeweils punkt-, der äußere leicht kommaförmig. Zwischen beiden steht ein kleiner Wall. Diese Erhebungen können ineinander übergehen, so daß sich am Distalrand ein welliger Grat erhebt. Die Innenseite der Lateralia zeigt einen gratähnlichen Wulst, der zwei Verdickungen aufweist, eine dicht neben dem Tentakelporenausschnitt und eine weiter oberhalb der halben Lateralia-Höhe.

Die distalen Lateralia sind plump, dick und annähernd so lang wie hoch. Sie tragen je nach Entfernung von der Scheibe 2–6 „Warzen". Bei ihnen sind hauptsächlich der äußere Eindruck und der Wall sichtbar. Da sich die einzelnen Elemente nicht berühren, ergibt sich der Anschein einzeln stehender Warzen. Aber auch hier ist der innere Eindruck bereits angelegt.

Distale Schilder zeigen auf der Innenseite einen kräftigen Wulst, der auch schon die oben erwähnte Verdickung zeigt.

Bei guter Erhaltung ist der ventrale Teil der Lateralia spatelförmig ausgebildet. Von deutlich ausgeprägten Tentakelporen-Ausschnitten ist nichts zu bemerken, was bei der Anatomie auch nicht zu erwarten ist.

Wirbel (Taf. 4, Fig. 12–13). – Die auffälligen und mit keinem anderen Wirbeltyp zu verwechselnden relativ stabilen Wirbel besitzen eine streptospondyle Gelenkung, die dem Arm zusammen mit den schmalen Lateralia ein hohes Einrollungsvermögen garantiert, wie es z. B. für *Sigsbeia* typisch ist.

Die Wirbel sind in der Seitenansicht sattelförmig und zeigen proximal und distal ein sanduhrförmiges Gelenkhöckerpaar.

Bemerkungen

Hess (1962) hat die auffälligen Lateralschilder aus dem Pliensbachium – Toarcium von Seewen beschrieben und zu den Hemieuryalidae gestellt, wobei er darauf hinweist, daß die Form *Sigsbeia* näher als *Hemieuryale* steht, er die Zuordnung zu *Hemieuryale* jedoch vornimmt getreu dem Prinzip, Familientypen vorzuziehen.

Für *Sigsbeia* spricht auch, daß *Hemieuryale* eine körnige, granulenähnliche Außenflächenskulptur besitzt, während das bei *Sigsbeia* nicht der Fall ist.

1964 hat Hess weitere Funde aus dem Pliensbachium von Aston Magna (Worcestershire) beschrieben und zu *H.? lunaris* gestellt. Dieses komplettere Material (es lagen auch Armfragmente vor) scheint durchweg aus distalen Armbereichen zu stammen, denn die abgebildeten Schilder sind weniger sichelförmig und tragen nur maximal 6 – ausgeprägte – Stachelansatzstellen, die aber nicht als Warzen bezeichnet werden können.

Hess (1962) weist darauf hin, daß das Seewener Material 6–8, meist nur als Eindrücke erhaltene Stachelansätze aufwies.

Das vorzüglich erhaltene Quedlinburger Material zeigt aber (wie auch das der anderen Fundstellen), daß mit zunehmender Scheibennähe die Tendenz zu zahlreicheren und warzenfremden Stachelansätzen zunimmt.

Es handelt sich also nicht um auf Korrosion beruhende Abweichungen. Eine Betrachtung der Stacheln der rezenten *Sigsbeia murrhina* Lyman zeigt, daß sie keinen „Stachelkopf" im Sinne der Ophiuren besitzen, sondern nur ein sattelähnliches Stachelende, welches über den oben geschilderten Wall der „Warze" greift.

Hess (1966) beschreibt aus dem Argovien von Savigna (Dépt. Jura) Lateralschilder und Wirbel einer hemieuryalen Form als *Hemieuryale? argoviensis*. Die Lateralschilder seiner Form tragen deutliche Warzen (5–6). Seine Beschreibung und Abbildungen lassen nicht klar erkennen, warum er die Skelettelemente nicht den Ophiacanthidae zuordnet, zumal er 1962 noch darauf verweist, daß auch Ophiacanthidae eine ähnliche streptospondyle Wirbelgelenkung besitzen.

Kutscher & Hary (1991) beschreiben Lateralschilder aus dem Sinemurium von Luxemburg und stellen sie zu *Hemieuryale?*. Sie zeigen kleine, aber deutliche Stachelwarzen und eine granulierte Außenfläche. Sie weisen darauf hin, daß sie von dem Seewener und Aston Magna-Material deutlich verschieden sind.

Aus Callovium-Geschieben liegen inzwischen ebenfalls hemieuryale Lateralia vor. Sie zeigen den gleichen Aufbau wie das oben beschriebene Material, sichelförmiger Habitus und auf der Distalseite Eindrücke als Stachelansatzstellen.

Wegen der Übereinstimmung mit der rezenten *Sigsbeia* werden die vorliegenden Lateralia mit glatter Außenfläche (nur bei Vergrößerung gekörnt) und Eindrücken als Stachelansatzstellen zu *Sigsbeia?* gestellt.

Vorkommen: Mistelgau, Quedlinburg, Geisingen.

Ophiopetra? *oertlii* Hess 1965

Taf. 3, Fig. 9–12

*1965 *Ophiopetra*? *oertlii* n. sp. – Hess, S. 1076, Abb. 41–42.
1966 *Ophiopetra*? *oertlii* Hess. – Hess, S. 1034, Abb. 12–16, 61 (non 59, 60, 62).
1975 *Ophiopetra*? *oertlii* Hess. – Hess, S. 605, Abb. 2–4, Taf. 2, Fig. 1, 4. – [1975 b]
1975 *Ophiopetra*? *oertlii* Hess. – Hess, S. 45, Taf. 9, Fig. 8. – [1975 c]
1987 *Ophiopetra*? *oertlii* Hess, 1965. – Kutscher, S. 60, Taf. 2, Bild 3, Taf. 6, Bild 2.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 3, Fig. 9–12). – Die eher kleinen, robusten Lateralschilder besitzen eine schwach konkave, glatte Außenfläche, die erst unter dem Mikroskop eine feine Körnung erkennen läßt. Am Proximalrand steht, mehr ventral, ein einzelner Pfeiler.

Am Distalrand sind im allgemeinen 3–4 deutliche, hufeisenförmige Warzen zu erkennen, von denen die dorsale einen größeren Abstand zu den anderen, relativ dicht zusammenstehenden Warzen hat.

Distale Schilder besitzen 2–3 Warzen, proximale Schilder aus dem Scheibenbereich zum Teil nur 2 Warzen.

Alle Schilder besitzen deutliche Tentakelporenausschnitte und auf der Innenseite einen dorso-proximal gebogenen Wulst; am Distalrand, dicht neben der vorderen Tentakelbegrenzung, steht ein einzelner Pfeiler.

Bemerkungen

Die Lateralschilder von *Ophiopetra*? *oertlii* ähneln denen von *Ophiocten*? *seeweni*. Erstere sind jedoch kräftiger, besitzen größere Warzen, einen deutlichen Pfeiler und keinen so auffälligen dorsalen Freiraum.

Die nachfolgend zu beschreibende *Ophiura*? *astonensis* Hess ist kompakter, nicht eingeschnürt und trägt 2 Pfeiler am Distalrand. Ihre Warzen sind weniger ausgeprägt.

Hess faßt unter der Artbezeichnung recht unterschiedliche Lateralschilder aus dem Oxfordium von Chapois und Longecombe, Guldental (1965), Savigna (1966) und Raedersdorf (1975 b) zusammen. So nennt er 3–4 kleine Stachelwarzen, einen einzigen Pfeiler und eine feine Granulierung mit Tendenz zu Querreihen (1965). 1966 gibt er bei proximalen Schildern 5–6 Wärzchen an (Abb. 12–16). Von Brocheten erwähnt er 1966 Lateralschilder mit großen Warzen, wobei er seine Abb. 59, 60 und 62 1975 (a) zu *Ophiacantha*? *francojurassica* n. sp. stellt. 1975 (a) schließt er ähnliche Schilder ohne Pfeiler an *Ophiopetra*? an. Dabei zeigt seine Abb. 14 deutliche Stachelwarzen.

Bei der Beschreibung der Ophiuren aus dem Ober-Oxfordium von Raedersdorf (Hess 1975 a) entsprechen seine Abbildungen 2, 3 dem Holotypus. Abb. 4 besitzt bereits größere Warzen. Die auf Taf. 2, Fig. 1–4 dargestellten REM-Außenansichten zeigen bezüglich der Warzengröße erhebliche Unterschiede. Während Fig. 2 dem Holotypus weitgehend entspricht, gibt es große Übereinstimmung zwischen Fig. 3–4 und dem obigen Material. Andererseits zeigt auch Taf. 1, Fig. 5 gute Übereinstimmung. Dieses Lateralschild stellt er jedoch zu *Ophiacantha*? *francojurassica* n. sp., obwohl er im Text sogar einen Pfeiler am Distalrand erwähnt.

Da die Lateralia von *Ophiopetra*? *oertlii* zu einer Gruppe wenig differenzierter Schilder gehören und Erhaltung und Fossilisation besonders in diesen Fällen eine große Rolle spielen, werden die vorliegenden Skelettelemente zu *Ophiopetra*? *oertlii* gestellt. Einziger Unterschied zum Holotypus ist das Vorhandensein größerer Warzen. Die durch KUTSCHER (1987) beschriebenen Lateralia aus dem Callovium entsprechen der vorliegenden Form, zeigen aber ebenfalls korrosionsbedingte (?) Unterschiede in Warzengröße und Deutlichkeit des Pfeilers. Gleiches ist von dem Material aus Geisingen zu sagen.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau, Geisingen.

Ophiocten? *seeweni* KUTSCHER & HARY 1991

Taf. 2, Fig. 1–5

*1991 *Ophiocten*? *seeweni* n. sp. – KUTSCHER & HARY, S. 46, Abb. 1/3 a–d.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 2, Fig. 1–5). – Die kleinen, wenig robusten Lateralschilder sind ganz schwach eingeschnürt und tragen eine feine Granulation, die Tendenzen zeigt, in eine feine Querstreifung überzugehen. Der proximale Rand ist glatt, pfeilerähnliche Elemente sind, wenn überhaupt, nur schwach entwickelt.

3–4 kleine, aber deutliche Warzen (bei proximalen Schildern können auch 5 Warzen auftreten) stehen relativ dicht (in Taschen) hinter einer deutlichen Zunge.

Auffällig ist, daß dorsal ein sehr breiter warzenfreier Raum besteht. Armsegmente lassen erkennen, daß die Länge der anliegenden Stacheln etwa $^2/_3$ der Segmentlänge entsprach. Dorsal berührten sich die Lateralschilder bis zur Mitte des Armes nicht, während das ventral der Fall war. Tentakelporenausschnitte sind über die gesamte Armlänge zu beobachten.

Bemerkungen

KUTSCHER & HARY 1991 konnten diese Form bereits im Sinemurium von Luxemburg nachweisen und stellten dazu auch die von HESS 1962 und 1964 als Seewen Typ I aus dem Pliensbachium-Toarcium von Seewen beschriebenen Lateralschilder. 1964 beschreibt HESS Lateralia als *Ophiocten*? sp. nov. aus dem Pliensbachium von Aston Magna, ohne zu erkennen, daß diese Formen seinem Typ Seewen I nahe stehen. Er begründet die Zuordnung der Reste zur rezenten Gattung *Ophiocten* mit der Ähnlichkeit im Armbau, was sich an Hand der vorliegenden Armreste bewahrheitet.

Gewisse Ähnlichkeit besteht zu Lateralia von *Ophiopetra*? cf. *oertlii*. Die Schilder sind jedoch etwas kräftiger. Die Warzen sind größer und stehen weiter auseinander, so daß der dorsale Freiraum kaum gegeben ist, und am Proximalrand steht ein deutlicher Pfeiler.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau, Schömberg.

Ophiura? *astonensis* HESS 1964

Taf. 3, Fig. 13–16

*1964 *Ophiura*? *astonensis* n. sp. – HESS, S. 767, Abb. 15–17.

1991 *Ophiura*? *astonensis* HESS, 1964. – KUTSCHER & HARY, S. 51, Abb. 2/2 a–c.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 3, Fig. 13–16). – Die schon in die Diskussion zur vorigen Art einbezogenen Lateralschilder besitzen eine glatte Außenfläche (unter dem Mikroskop gleichmäßig gekörnt), die nicht eingeschnürt ist, sondern, vor allem im Bereich des Distalrandes, eher einen konvexen Eindruck macht. Am proximalen Rand stehen zwei deutliche Pfeiler, denen ebensolche am Distalrand der Innenseite entsprechen. Die Innenseite zeigt außerdem einen kräftigen Wulst. Die proximalen Schilder tragen im allgemeinen 3 (selten 4) kleine, hufeisenförmige Warzen, die am Distalrand sitzen und kurze, anliegende Stacheln vermuten lassen. Distale Schilder tragen 2–3 Warzen, selten nur eine.

Die Warzen können dicht beieinander, aber auch mit größerem Abstand zueinander stehen. Es scheint möglich, daß dieses Merkmal innerhalb des Armes alterniert.

Alle Schilder tragen deutliche Tentakelporenausschnitte.

Auffällig ist die Dorsalansicht. Wegen der völlig glatten und zum Distalrand leicht konvexen Außenseite ergibt sich am Distalrand ein spitzer Winkel, so daß die Schilder wie „angeschärft“ erscheinen.

Bemerkungen

Hess (1965) beschreibt *Ophiura*? *astonensis* aus dem Pliensbachium von Aston Magna (Worcestershire). Sein Holotypus zeigt 6 Stachelansätze und am Proximalrand mehrere Pfeiler. Das abgebildete Lateralschild besitzt eine Höhe von 1,35 mm, das von Quedlinburg beschriebene Material aber nur etwa 0,8–0,9 mm. Seine Abbildung 16 mit einer Höhe von etwa 0,75 mm zeigt nur 2 schwache Stachelansätze und 2? Pfeiler. Bei mittleren bis distalen Lateralschildern war „von Stachelansätzen keine Spur mehr sichtbar“. Diese Beobachtung (Hess 1965: 768) läßt sich mit Erhaltungszuständen begründen und wird durch das Material von Geisingen bestätigt. Bei leicht korrodierten Skelettelementen verschwinden als erstes die Pfeiler und Stachelwarzen.

Nur gut erhaltenes Material – wie es von Quedlinburg vorliegt – zeigt auch bei distalen und juvenilen Schildern Warzen und Pfeiler.

Kutscher & Hary (1991) beschreiben aus dem Sinemurium von Luxemburg ebenfalls diese Art. Das Luxemburger Material zeigt alle Übergänge – sowohl innerhalb der Art als auch bezüglich der Erhaltung.

Unterschiedliche Pfeileranzahl am Proximalrand dürfte kaum ausreichend sein, um das vorliegende Material von den Sinemurium/Pliensbachium-Formen zu trennen.

Vorkommen: Schömberg, Mistelgau, Quedlinburg, Geisingen.

Ophiarachna? *liasica* n. sp.

Taf. 4, Fig. 1–4

1962 Seewen Typ III B. – Hess, S. 644, Fig. 85–86, S. 652, Abb. 110–115.

Holotypus: Lateralschild (Original zu Taf. 4, Fig. 1, SMNS 62673/1)
Locus typicus: Quedlinburg, Seweckenberge.
Stratum typicum: Ober-Toarcium bis Unter-Aalenium.
Derivatio nominis: nach dem Vorkommen im Lias.

Diagnose. – Relativ große Lateralschilder mit granulierter Außenfläche, zwei deutlichen Pfeilern am Proximalrand und 3–5 mittelgroßen, hufeisenförmigen

Warzen. Dorsale Warze bei proximalen Schildern am größten und mit Abstand zu den anderen.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 4, Fig. 1–4). – Die bis 2 mm hohen proximalen Schilder sind leicht eingeschnürt und besitzen eine granulierte Außenfläche Die Granulen zeigen ganz schwache Tendenz zur Querreihung. Am Proximalrand stehen 2 kräftige Pfeiler.

Die nicht sehr großen, hufeisenförmigen Warzen stehen in „Taschen" der Außenfläche am Distalrand. Die 4–5 Warzen lassen eine anliegende Stachelwehr, wie sie für Ophiodermatidae üblich ist, vermuten. Die dorsale Warze, durch einen Zwischenraum von den anderen getrennt, ist am größten.

Distale Schilder besitzen ein *Ophiomusium*-ähnliches Aussehen, sind kaum eingeschnürt bis leicht konvex und tragen 2–4 Warzen, die dicht zusammen stehen und sich in der Größe kaum unterscheiden.

Alle Schilder lassen Tentakelporen erkennen, distale als Durchbohrungen, proximale als Ausschnitte.

Auf der Innenseite fallen neben einem kräftigen Wulst zwei Flächen am Distalrand auf, die den Pfeilern am Proximalrand entsprechen.

Bemerkungen

1962 hat Hess nicht näher zugeordnete Lateralschilder aus dem Toarcium von Seewen als Seewen Typ III B beschrieben und abgebildet. Das gesamte Merkmalsinventar stimmt mit dem des vorliegenden Materials überein. Die ähnlich großen Schilder von *Ophiacantha? toarcensis* sind stärker eingeschnürt, die Außenfläche zeigt eine deutliche Querfältelung, und die Warzen sind zahlreicher.

Die als *Ophioderma? spectabilis* Hess (1966) und *Ophioderma? dentata* Kutscher (1988) beschriebenen Lateralia besitzen eine glatte Außenfläche ohne Einschnürung sowie mehr Warzen und bei *O.? dentata* auch mehr Pfeiler.

Von anderen aus Jura-Ablagerungen beschriebenen Lateralia kommen nur die zu *Ophiacantha?* gestellten zum Vergleich in Frage. Sie sind jedoch fast immer stärker eingeschnürt, und die zumeist größeren und zahlreicheren Warzen stehen auf einem Wulst.

Die Zuordnung der vorliegenden Reste zu *Ophiarachna?* innerhalb der Ophiodermatidae erfolgt wegen der Übereinstimmung mit den rezenten *Ophiarachna*-Arten bezüglich Einschnürung, Außenflächenskulptur, Pfeileranordnung und Warzengröße.

Vorkommen: Schömberg, Mistelgau, Quedlinburg, Geisingen.

Ophiacantha? toarcensis Hess 1962

Taf. 3, Fig. 1–5

*1962 *Ophiacantha? toarcensis* n. sp. – Hess, S. 649, Abb. 122–125.
1991 *Ophiacantha?* cf. *toarcensis* Hess 1962. – Kutscher & Hary, S. 45, Abb. 1/4 a–b.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 3, Fig. 1–5). – Die kräftigen, mittelgroßen Lateralschilder besitzen eine eingeschnürte Außenfläche. Die Einschnürung ist bei den proximalen Schildern am stärksten. Die Skulptur der Außenfläche besteht aus einer Querfältelung, die proximal in eine gleichmäßige Körnung übergeht.

Das Verhältnis gefältelter zu gekörnter Außenfläche ist unterschiedlich. Eine schwach ausgebildete Zunge ist distal vorhanden und kann bei juvenilen proximalen Schildern stärker ausgeprägt sein. Am Proximalrand stehen 2–3 deutliche Pfeiler.

In Taschen der gefältelten Außenfläche stehen deutliche, hufeisenförmige Warzen. Bei proximalen Schildern sind 5–6 (selten 7) Warzen und bei distalen Schildern allgemein 4 Warzen zu beobachten.

Die Warzengröße und ihr Abstand zueinander nimmt zur Dorsalseite hin leicht zu. Tentakelporen sind als Ausschnitte oder Durchbohrungen an allen Schildern vorhanden. Auf der Innenseite fallen am Distalrand Artikulationselemente zu den Pfeilern und ein rückwärts gebogener Wulst auf.

Auffällig ist vor allem, daß von der Innenseite her die dorsale Warze zu sehen ist (außer bei distalen Schildern).

Die Lateralschilder berühren sich ventral und dorsal fast auf der gesamten Länge der Arme.

Bemerkungen

Hess (1962) beschreibt *Ophiacantha*? *toarcensis* aus dem Toarcium von Seewen. Seine Abbildungen stimmen mit dem vorliegenden Material überein. *Ophiacantha*? *dorecki* Hess aus dem Toarcium ist kleiner, trägt mehr Warzen und keine gefältelte Außenfläche.

Die aus dem Callovium und Oxfordium bekannt gewordenen und zu *Ophiacantha*? gestellten Lateralschilder sind zumeist stärker eingeschnürt, und ihre oft zahlreicheren Warzen stehen auf einem Wulst.

Hess (1965) beschreibt als *Ophiacantha*? *suprajurassica* Lateralschilder, die er 1966 den Arten *O.*? *suprajurassica* und *O.*? *constricta* zuordnet. Seine Abb. 13 (Typus) und die Abb. 9, 10 und 71–73 (Hess 1966) ähneln sehr stark der vorliegenden Art.

Eigentlich besteht kein Grund *O.*? *toarcensis* und *O.*? *suprajurassica* im Sinne von Hess 1966 als getrennte Arten zu führen. Auffällig ist jedoch, daß Hess letztere als weitverbreitet im Oberen Jura angibt, im vorliegenden Material aber *O.*? *toarcensis* im Dogger von Geisingen nicht nachweisbar ist und auch im Callovium beide Arten nicht vertreten sind, so daß eine durchgängige Verbreitung nicht zu bestehen scheint.

Dagegen beschreiben Kutscher & Hary (1991) Lateralia aus dem Sinemurium von Luxemburg und stellen sie mit Vorbehalt zu *O.*? *toarcensis*. Diese Schilder sind etwas kleiner und weniger eingeschnürt.

Möglicherweise besteht eine Entwicklungsreihe *Ophiacantha*? cf. *toarcensis* – *O.*? *toarcensis* – *O.*? *suprajurassica*.

Vorkommen: Quedlinburg, Mistelgau.

Ophiacantha? cf. *dorecki* Hess 1962

Taf. 4, Fig. 5

*1962 *Ophiacantha*? *dorecki* n. sp. – Hess, S. 622, Abb. 17–19.

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 4, Fig. 5). – Die kleinen, empfindlichen Schilder besitzen distal (bei guter Erhaltung) eine deutliche, dünne Zunge. Die 5–7 hufeisen- bis fast ringförmigen Warzen stehen auf einem Wulst (meist ist wegen der Abrundung der Schilder die Gesamtzahl der Warzen von außen nicht sichtbar). Proximalwärts des Wulstes sind die Lateralia relativ deutlich eingeschnürt. Am proximalen Rand steht, mehr ventral, ein nicht sehr deutlicher Pfeiler.

Die Außenfläche ist granuliert bis leicht quergefältelt, innen ist nur ein Wulst auffällig. Aussparungen für die Tentakelporen sind bei allen Schildern vorhanden.

Bemerkungen

Bei den vorliegenden Schildern handelt es sich durchweg um distale oder juvenile Schilder, so daß keine Aussage über Aussehen und Warzenanzahl bei proximalen Schildern gemacht werden kann. HESS (1962), der *Ophiacantha*? *dorecki* aus dem Pliensbachium von Seewen (Kt. Solothurn) beschreibt, gibt für proximale Schilder bis zu 11 Warzen an.

Die vorliegenden Schilder stimmen am besten mit seiner Abb. 19, einem distalen Schild, überein. Auch bei ihm scheint ein pfeilerartiges Element am Proximalrand vorhanden zu sein, obwohl HESS nichts davon erwähnt. Desgleichen schreibt HESS (1962: 622): „Die Außenflächen sind praktisch nicht skulpturiert." (Erhaltung?)

Die vorliegenden Schilder ähneln, vor allem bezüglich der Skulptur, Lateralschildern, die HESS (1963) als „Liesberg Typ I" aus dem Callovium von Liesberg (Berner Jura) beschreibt und die von KUTSCHER (1987) unter die Synonymie von *Dermocoma wrightii* HESS (1964) gestellt werden. Sie haben aber weniger Warzen (4–5) und einen auffälligen Pfeiler am Proximalrand.

Bei der Erstbeschreibung von *Ophiacantha*? *suprajurassica* HESS (1965) verweist der Autor auf die Ähnlichkeit mit seiner *O.*? *dorecki* HESS (1962), wobei er als Unterschiede die distale Zunge und die geringere Größe (auch für proximale Schilder gültig) nennt.

Juvenile bzw. distale Schilder von *Ophiacantha*? *toarcensis* sind *Ophiomusium*-ähnlich gebaut, deutlich quergefältelt und tragen weniger Warzen.

Wegen der geringen Anzahl vorliegender und dem Fehlen deutlich proximaler Schilder ist nur mit Vorbehalt ein Anschluß an *O.*? *dorecki* HESS möglich.

Vorkommen: Mistelgau, Quedlinburg, Schömberg (?).

Ophiopholis? *trispinosa* HESS 1965

Taf. 4, Fig. 6

1960 „Lateralschilder unbekannter Zugehörigkeit". – HESS, S. 417, Abb. 41–43.
*1965 *Ophiopholis*? *trispinosa* n. sp. – HESS, S. 1067, Abb. 16, S. 1075, Abb. 36–40.
1975 *Ophiopholis*? *trispinosa* HESS. – HESS, S. 45, Taf. 5, Fig. 6. – [1975c]

Beschreibung

Lateralschilder (Taf. 4, Fig. 6). – Die durchweg distalen bzw. juvenilen Lateralschilder fallen bereits durch ihre stark gekörnte Außenflächenskulptur auf. Zu den prägenden Elementen gehören am Proximalrand 2 kräftige Pfeiler (bei einem Schild 3 Pfeiler). Distal stehen hinter einer kräftigen Zunge 3–4 kräftige Warzen, die bei den distalen Schildern granulen- und ab den mittleren Schildern hufeisenförmig sind. Sie stehen in gleichmäßigem Abstand zueinander. Bei manchen Schildern steht die dorsale Warze auch in größerem Abstand zu den anderen. Es scheint möglich, daß diese Warzenstellung im Arm alternierend war.

Alle Schilder tragen deutliche Tentakelporenausschnitte.

Die distalen Schilder sind kräftig, ihre Innenseite zeigt einen breiten Wulst und am Vorderrand 2 Pfeiler (als Äquivalent zu den Pfeilern der Außenseite).

Ein mehr mittleres juveniles Schild ist zarter gebaut. Das betrifft auch den inneren Wulst und die Deutlichkeit der Warzen.

Bemerkungen

Aus dem Malm (Renggeri-Ton) des Schweizer Jura und des Departments Haut-Rhin hat Hess (1960) erstmals diese auffälligen Lateralschilder beschrieben und abgebildet, sie aber keiner Art zugeordnet. 1965 stellt er sie dann zu seiner aus dem Unter-Oxfordium (Renggeri-Ton) von Chapois und Longecombe neu beschriebenen *Ophiopholis*? *trispinosa*.

Auffällig ist jedoch, daß er für die erstgenannten 3–4 Warzen angibt, während er 1965 bei letzteren generell nur 3 Warzen erwähnt. Auch nennt er die 2 auffälligen Pfeiler vorwiegend für scheibennahe Lateralia, während er 1960 (Abb. 43) dieses typische Merkmal auch für distale Schilder abbildet.

Desgleichen weist er 1965 auf mehrere längliche Höcker hin, die er 1960 nicht erwähnt und abbildet.

Das dem Verfasser vorliegende Material entspricht dem zuerst beschriebenen (Hess 1960) und weicht von letzterem genau um die genannten Merkmale ab.

Da das vorliegende Material nicht ausreicht (und vor allem proximale Schilder adulter Exemplare fehlen), um eine Aussage über die Variationsbreite bei *O.*? *trispinosa* zu treffen, werden die Lateralia vorerst nur provisorisch dieser Art angeschlossen.

Mit anderen Ophiurenschildern sind sie nicht vergleichbar. Lediglich *Ophiomusium scabrum* hat eine ähnliche Granulation, aber andere Warzen, keine Pfeiler und einen typischen *Ophiomusium*-Bau.

Dem Verfasser scheint es an dieser Stelle geboten, noch einmal darauf hinzuweisen, daß die Zuordnung fossiler Ophiurenreste zu rezenten Gattungen provisorisch ist. Dieser Hinweis scheint besonders deshalb wichtig, weil es auffällige Übereinstimmungen der Lateralschilder bei Hess (1960, Abb. 42, 43; 1965, Abb. 36, 37) mit den vorliegenden und einem bisher nicht beschriebenen Ophiurenmaterial aus dem oberen Unter-Maastrichtium von Rügen gibt. Möglicherweise ergibt die Bearbeitung der Kreide-Ophiuren weitere Aufschlüsse.

Vorkommen: Schömberg, Quedlinburg, Geisingen.

Weitere Ophiuren-Skelettelemente

Im isolierten Ophiuren-Material sind zahlreiche Skelettelemente wie Wirbel, Ventral- und Dorsalschilder, Bursalspangen und Stacheln enthalten, bei denen vielfach eine Zuordnung nicht möglich ist, die jedoch wegen ihrer großen Häufigkeit oder ihres Aussehens auffällig sind. Auf einige soll näher eingegangen werden.

Wirbel. – Neben den zu *Ophiotrapezium spinulosum* n. g. n. sp. gestellten Wirbeln kommen sehr häufig Wirbel vor, die in Seitenansicht zwar ebenso sattelförmig (Taf. 4, Fig. 8, 8 a) sind, bei denen das seitliche Artikulationselement jedoch keine Rinnenform aufweist. Während kurze, hohe Wirbel dieser Bauform zumeist zu *Ophiomusium*-Arten gehören, wird eine Zuordnung schlanker, langgestreckter Wirbel erschwert, da neben den *Ophiomusium*-Arten auch *Sinosura*, *Ophiacantha*? *toarcensis*, *Ophiarachna*? *liasica* n. sp., *Ophiura*? *astonensis* und *Ophiopetra*? *oertlii* in Frage kommen. Hinweis kann lediglich Breite und Höhe des seitlichen „Walles" geben; breit bei *Ophiomusium*, kommaförmig bei *Ophiacantha*? und *Ophiarachna*?. Der in Fig. 8 a abgebildete Wirbel gehört danach vermutlich zu *Ophiomusium geisingense*.

Die in Taf. 4, Fig. 9–10 abgebildeten Wirbel gehören zu den größten im Fundmaterial. Fig. 10 zeigt die Proximalseite eines Mundwirbels mit den 4 Gelenkhöckern, Fig. 9 die Distalseite des gleichen Wirbeltyps. Von den Ophiuren mit relativ großen Lateralschildern kommen als Besitzer vermutlich *Ophiacantha*? *toarcensis* und *Ophiarachna*? *liasica* in Frage. Ähnliche Wirbel bildet Hess (1962, Abb. 87) ab, ohne sie zuzuordnen. 1965 (Abb. 18) stellt er einen ähnlichen Wirbel zu ?*Ophiacantha*. Ein Vergleich der Wirbel der rezenten Gattungen vereinfacht die Zuordnung keineswegs, so daß sie offen bleiben muß. Der Wirbeltyp in Taf. 4, Fig. 11 a–b könnte der Wirbel eines mittleren Armabschnittes der Form von Fig. 9–10 sein. Die schmalere Bauform bei gleicher Gelenkung spricht dafür, einziger Unterschied ist die erhöhte dorsale Muskelansatzfläche der Dorsalseite. Möglich erscheint eine Zugehörigkeit auch zu *Sinosura brodiei*.

Der auffälligste Wirbeltyp ist auf Taf. 4, Fig. 12–14 abgebildet. Diese Wirbel mit streptospondyler Artikulation weisen Gelenkflächen mit sanduhrartigen Gelenkhöckern auf und sind vorrangig bei euryalen Ophiuren vertreten, ohne daß daraus eine Gattungs- oder artmäßige Differenzierung ableitbar ist. Im vorliegenden Material kann jedoch als gesichert angesehen werden, daß dieser Wirbeltyp zu *Sigsbeia*? *lunaris* gehört. Die Zuordnung treffen auch Hess und Kutscher bei früheren Bearbeitungen. Gestützt wird diese Behauptung durch den Wirbelvergleich mit rezenten Hemieuryalidae.

Torus angularis (Taf. 5, Fig. 8). – Der Torus zeigt die Ansatzstellen für 5 Zähne. Eine Zuordnung ist nicht möglich.

Mundeckstücke. – Es liegen zahlreiche Mundeckstücke vor, wobei der abgebildete Typ bei weitem überwiegt (Taf. 5, Fig. 5). Wegen ihrer großen Häufigkeit könnten sie zu *Ophiomusium geisingense* gehören. Kutscher (1987) sowie Kutscher & Hary (1991) stellen ähnliche Mundstücke aus mengenstatistischen Gründen ebenfalls zu *Ophiomusium*.

Radialschilder (Taf. 5, Fig. 1). – Die meisten Radialschilder sind fein granuliert, so daß eine Zuordnung unmöglich ist. Ausnahmen sind Radialschilder wie das abgebildete. Sie zeigen eine grobe Skulptur und am Distalrand mehrere Dornen. Die Schilder sind plan bis leicht konkav. Wegen der Bedornung liegt die Vermutung nahe, daß diese Schilder zu *Ophiotrapezium spinulosum* n. g. n. sp. gehören. Ähnlich grob granulierte Oralschilder tragen proximal ebenfalls Dornen. Ihr Distalrand ist rund, der Proximalrand ventralschildähnlich. Denkbar wäre auch eine Zugehörigkeit zur stark granulierten Art *Ophiomusium scabrum*.

Radiale Bursalspangen (Taf. 5, Fig. 3, 4). – Die häufigsten Bauformen sind abgebildet. Während die radiale Bursalspange in Fig. 3 möglicherweise zu *Ophiomusium* gehört, ist die Zuordnung von Fig. 4 unklar.

Interradiale Bursalspangen. – Die abgebildete interradiale Bursalspange (Taf. 5, Fig. 9) läßt sich mit der radialen Bursalspange von Fig. 3 kombinieren und gehört wahrscheinlich ebenfalls zu *Ophiomusium*. Ähnliche Bursalspangen bilden

Hess (1963, Abb. 68) und Kutscher & Hary (1991, Abb. 3/1 l) ebenfalls als zu ?*Ophiomusium* gehörig ab.

Die in Taf. 5, Fig. 7 wiedergegebene interradiale Bursalspange entspricht einer von Hess (1966, Abb. 104) abgebildeten Bursalspange. Hess nahm keine Zuordnung vor.

Die Größe der nicht sehr häufigen Elemente läßt auf eine Zugehörigkeit zu *Ophiacantha*? oder *Ophiarachna*? sowie *Sinosura* schließen.

Stacheln (Taf. 5, Fig. 10–12). – Hess (1962, Abb. 72) hat einen stark gerippten Stachel als zu *Ophiacantha*? *dorecki* gehörig abgebildet. Er besitzt eine angeschwollene Basis mit tiefer Gelenkgrube und pfeilerartigen Leisten am Schaft. Wolburg (1939) und Kutscher & Hary (1991, Abb. 3/3c) bilden ähnliche Stacheln ab. Diese Stacheln stimmen mit dem in Fig. 10 abgebildeten überein. Fig. 11 zeigt einen extrem juvenilen Stachel vom gleichen Typ. Die tiefe Grube ohne irgendwelche Aussparung läßt allerdings Zweifel aufkommen, ob dieser Stacheltyp nicht eher einem Seestern zugeordnet werden muß, z. B. *Terminaster* sp. (spätere Arbeit). Hess (1963) vermutet ebenfalls eine Asteriden-Zugehörigkeit.

Typische Ophiuren-Stacheln werden durch Hess (1962, Abb. 73, 74; 1963, Abb. 72–74), Kutscher & Hary (1991, Abb. 3/1 e, 3 a–b) erwähnt. Die meisten besitzen an der Basis einen kleinen Fortsatz, der in die Aussparung der hufeisenförmigen Warzen paßt.

Interessant ist ein von Hess (1962, Abb. 74) abgebildeter Stachel, der an der einen Kante eine Zähnelung zeigt. Solche Stacheln sind unter anderem bei der rezenten *Ophiopholis aculeata* auf der Ventralseite in der Armmitte zu beobachten.

Vergleichbare Stacheln liegen auch von Quedlinburg vor. Bei *Ophiopholis* gehen diese Stacheln distal in zangenähnliche „Stacheln“ mit mehreren Zähnen über. Dieser Stacheltyp konnte auch aus dem Quedlinburger Material geborgen werden (Fig. 12). Neben weiteren Vertretern der Gnatophiurina tragen auch Vertreter der Gorgonocephalidae und Ophiomyxidae solche „Zangen“. Von den beschriebenen Ophiurenarten käme als Träger solcher Stacheln *Ophiopholis*? *trispinosa* in Frage.

Hess (1962) bildet in Abb. 140 einen als radiale Bursalspange bezeichneten, beschädigten Skelettrest ab. Taf. 5, Fig. 6 vorliegender Arbeit zeigt ein entsprechendes Echinodermen-Skelettelement in vollständiger Erhaltung. Dabei bestätigt sich die Annahme von Hess, daß zur Gelenkung mit dem Radialschild zwei Höcker vorhanden waren. Die Größe der Bursalspange läßt eine Zugehörigkeit zu *Ophiacantha*? *toarcensis* oder *Ophiarachna*? *liasica* vermuten.

5. Literatur

Dietl, G. & Rieber, H. (1980): Der Braune Jura der Westalb zwischen Balingen und Geisingen (Exkursion F1 am 10. April und Exkursion F2 am 11. April 1980). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. **62**: 57–69, 5 Abb.; Stuttgart.

Hess, H. (1960): Ophiurenreste aus dem Malm des Schweizer Juras und des Departments Haut-Rhin. – Eclogae geol. Helv., **53**/1: 385–421, 50 Abb.; Basel.

– (1962): Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren. II. Die Ophiuren aus dem Lias (Pliensbachien – Toarcien) von Seewen (Kt. Solothurn). – Eclogae geol. Helv., **55**/2: 609–656, 142 Abb.; Basel.

– (1963): Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren. III. Die Ophiuren aus dem Callovien-Ton von Liesberg (Berner Jura). – Eclogae geol. Helv., **56**/2: 1141–1164, 78 Abb.; Basel.

– (1964): Die Ophiuren des englischen Jura. – Eclogae geol. Helv., **57**/2: 755–802, 10 Taf.; Basel.

– (1965): Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren. IV. Die Ophiuren aus dem Renggeri-Ton (Unter-Oxford) von Chapois (Jura) und Longecombe (Ain). – Eclogae geol. Helv., **58/2**: 1059–1082, 56 Abb.; Basel.

– (1966): Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren. V. Die Ophiuren aus dem Argovium (unteres Ober-Oxford) vom Guldenthal (Kt. Solothurn) und von Savigna (Dépt. Jura). – Eclogae geol. Helv., **59/2**: 1025–1063, 106 Abb.; Basel.

– (1975): Mikropaläontologische Untersuchungen am Ophiuren. VI. Die Ophiuren aus den Günsberg-Schichten (oberes Oxford) vom Guldental (Kt. Solothurn). – Eclogae geol. Helv., **68/3**: 591–601, 34 Abb., 1 Taf.; Basel. – [1975 a]

– (1975): Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren. VII. Die Ophiuren aus den Humeralis-Schichten (Ober-Oxford) von Raedersdorf (Ht-Rhin). – Eclogae geol. Helv., **68/3**: 603–612, 3 Taf., 23 Abb.; Basel. – [1975 b]

– (1975): Die fossilen Echinodermen des Schweizer Jura. – Veröff. naturhist. Mus. Basel, **8**: 1–104, 57 Abb., 48 Taf.; Basel. – [1975 c]

– (1991): Neue Schlangensterne aus dem Toarcium und Aalenium des Schwäbischen Jura (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **180**, 11 S., 8 Abb., Stuttgart.

JÄGER, M. (1995): Echinodermata aus dem Ober-Toarcium und Aalenium Deutschlands. I. Crinoidea: Cyrtocrinina und Millericrinina. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **226**, 51 S., 7 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

KUTSCHER, M. (1987): Die Echinodermen der Callovien-Geschiebe. – Der Geschiebesammler, **21/2–3**: 53–104, 13 Taf.; Hamburg.

– (1988): Zur Invertebratenfauna und Stratigraphie des oberen Pliensbachium von Grimmen, Echinodermata. – Freiberger Forschungsh., C, **419**: 62–70, 3 Taf.; Lepzig.

– (1992): *Ophiomusium geisingense* n. sp. – eine neue Ophiuren-Art aus dem Lias Epsilon (unteres Toarcium) von Bachhausen/Bayern. – Archaeopteryx, **10**: 25–30, 1 Abb., 2 Taf.; Eichstätt.

KUTSCHER, M. & HARY, A. (1991): Echinodermen im Unteren Lias (*bucklandi*- und *semicostatum*-Zone) zwischen Ellange und Elvange (SE-Luxemburg). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **182/1**: 37–72; 5 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

WOLBURG, J. (1939): Skelettreste von Ophiuren aus dem deutschen Lias, ihre systematische Zugehörigkeit und Bedeutung als Mikrofossilien. – Paläont. Z., **21**: 20–42; 1 Abb., 3 Taf.; Berlin.

WRIGHT, T. (1866): A Monograph on the British Echinodermata from the Oolithic Formations, 2: The Asteroidea and Ophiuroidea. – Palaeontogr. Soc. London, **2**: 131–154, 6 Taf.; London.

Anschrift des Verfassers:
Manfred Kutscher, Dorfstraße 10, D-18546 Sassnitz.

Tafel 1

Ophiotrapezium spinulosum n. g. n. sp.

Fig. 1. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62663/1. – x50.
Fig. 2. Holotypus, proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62663/2. – x40.
Fig. 3. Proximales Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62663/3. – x40.
Fig. 4. Teilansicht distal; SMNS 62663/1. – x100.
Fig. 5. Teilansicht proximal; SMNS 62663/1. – x100.

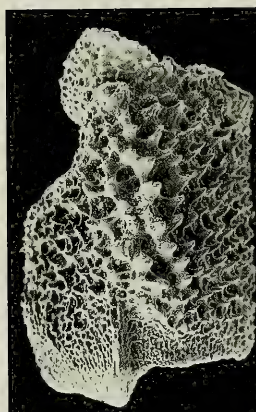
Ophiomusium geisingense KUTSCHER 1992

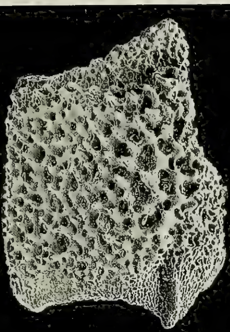
Fig. 6. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62664/1. – x25.
Fig. 7. Mittleres Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62664/2. – x30.
Fig. 8. Distales Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62664/3. – x60.
Fig. 9. Proximales Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62664/4. – x50.
Fig. 10. Teilansicht distal; SMNS 62664/1. – x100.

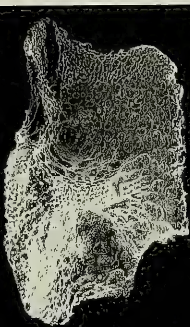
Ophiomusium scabrum HESS 1962

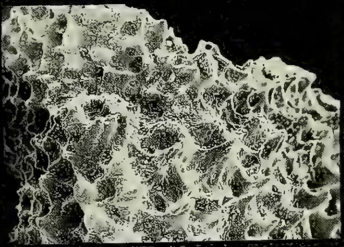
Fig. 11. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62665/1. – x40.
Fig. 12. Distales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62665/2. – x50.
Fig. 13. Mittlers Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62665/3. – x40.
Fig. 14. Mittleres Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62665/4. – x50.
Fig. 15. Teilansicht distal; SMNS 62665/1. – x100.

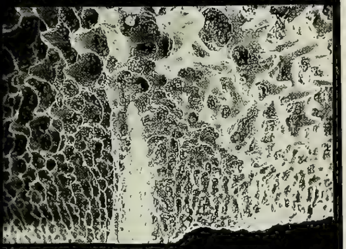
Sämtliche Exemplare von Quedlinburg, Seweckenberge.

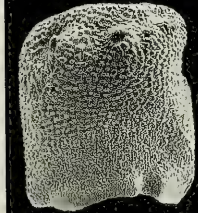

1

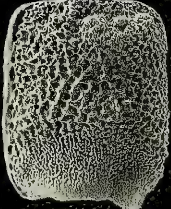

2

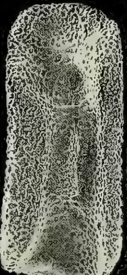

3

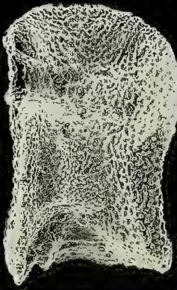

4

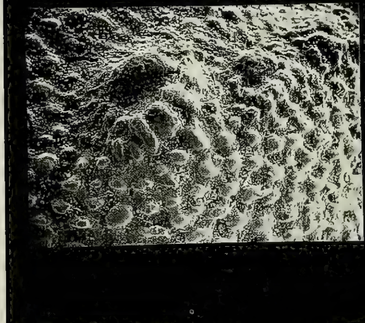

5

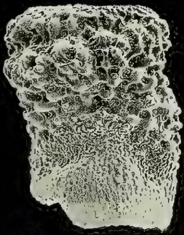

6

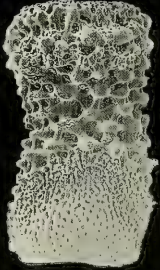

7

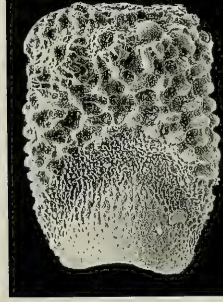

8

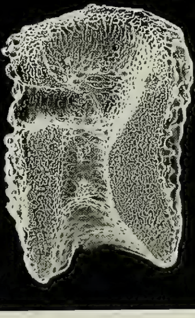

9

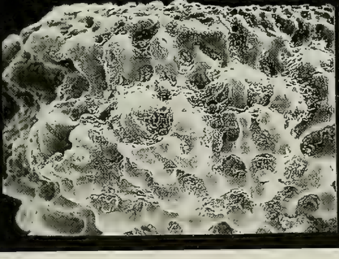

10


11


12


13


14


15

Tafel 2

Ophiocten? seeweni Kutscher & Hary 1991

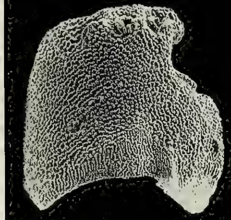
Fig. 1. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62666/1. – x40.
Fig. 2. Distales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62666/2. – x60.
Fig. 3. Armsegment, Dorsalansicht; SMNS 62666/3. – x40.
Fig. 4. Armsegment, Dorsalansicht; SMNS 62666/4. – x40.
Fig. 5. Teilansicht distal; SMNS 62666/1. – x100.

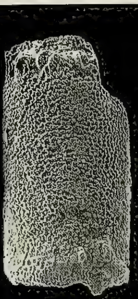
Sinosura schneideri Kutscher 1987

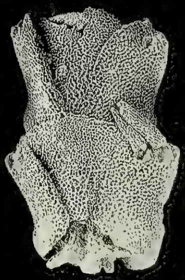
Fig. 6. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62667/1. – x40.
Fig. 7. Mittleres Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62667/2. – x50.
Fig. 8. Teilansicht, Stachelwarze; SMNS 62667/1. – x200.

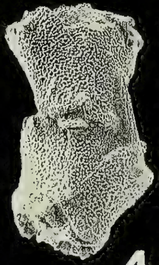
Sinosura brodiei (Wright 1866)

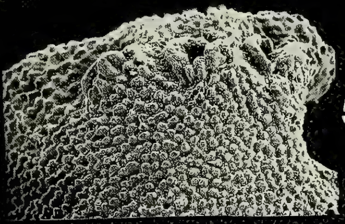
Fig. 9. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62668/1. – x25.
Fig. 10. Mittleres Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62668/2. – x25.
Fig. 11. Distales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62668/3. – x40
Fig. 12. Mittleres Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62668/4. – x30.
Fig. 13. Teilansicht distal; SMNS 62688/2. – x100.

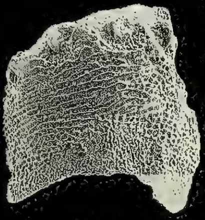

1

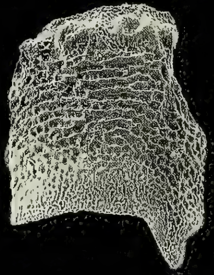

2

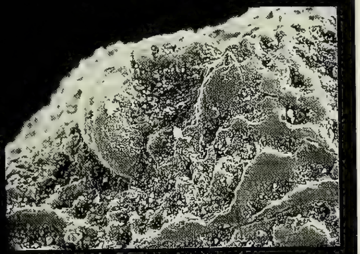

3

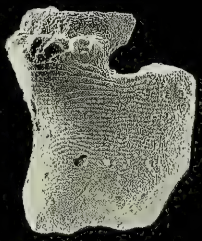

4

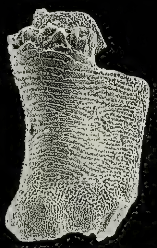

5

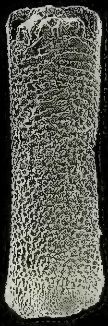

6

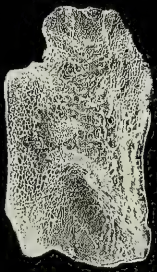

7

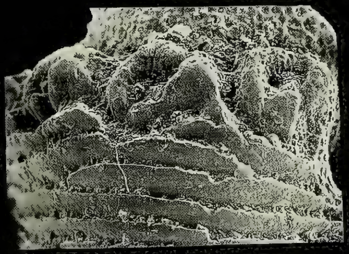

8


9


10


11


12


13

Tafel 3

Ophiacantha? *toarcensis* Hess 1962

Fig. 1. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62669/1. – x20.
Fig. 2. Mittleres Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62669/2. – x25.
Fig. 3. Mittleres Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62669/3. – x25.
Fig. 4. Distales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62669/4. – x50.
Fig. 5. Teilansicht distal, Stachelwarzen; SMNS 62669/2. – x100.

Sigsbeia? *lunaris* (Hess 1962)

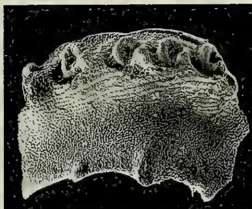
Fig. 6. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62670/1. – x40.
Fig. 7. Proximales Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62670/2. – x40.
Fig. 8. Proximales Lateralschild, Distalansicht; SMNS 62670/3. – x40.

Ophiopetra? *oertlii* Hess 1965

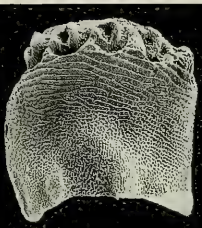
Fig. 9. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62671/1. – x30.
Fig. 10. Mittleres Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62671/2. – x40.
Fig. 11. Distales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62671/3. – x60.
Fig. 12. Teilansicht, Stachelwarze; SMNS 62671/1. – x200.

Ophiura? *astonensis* Hess 1964

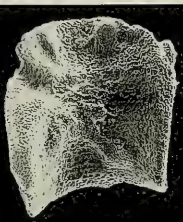
Fig. 13. Mittleres Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62672/1. – x30.
Fig. 14. Mittleres Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62672/2. – x30.
Fig. 15. Distales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62672/3. – x60.
Fig. 16. Teilansicht, Stachelwarze; SMNS 62672/1. – x200.



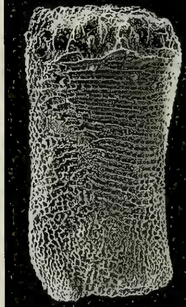
1



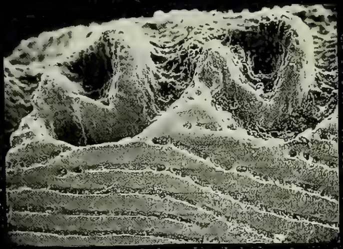
2



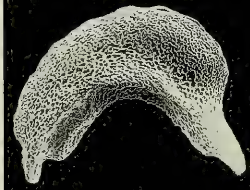
3



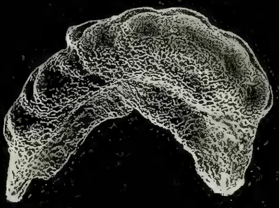
4



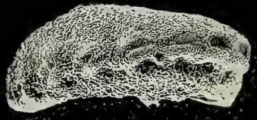
5



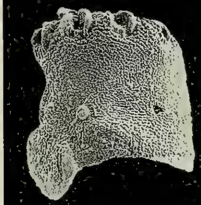
6



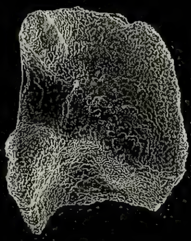
7



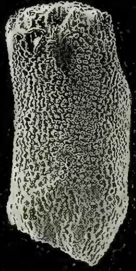
8



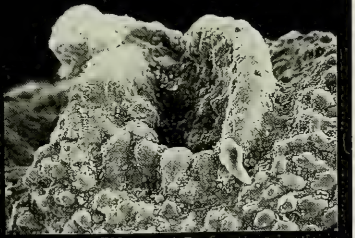
9



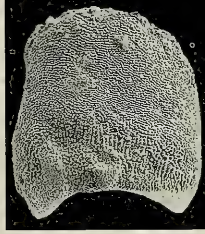
10



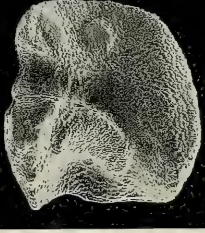
11



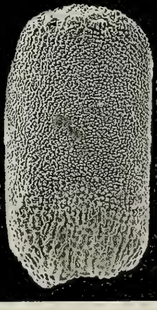
12



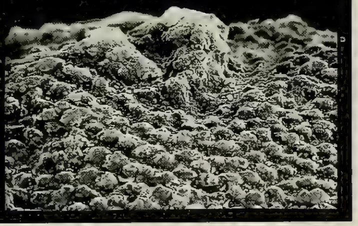
13



14



15



16

Tafel 4

Ophiarachna? *liasica* n. sp.

Fig. 1. Holotypus, proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62673/1. – x20.
Fig. 2. Mittleres Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62673/2. – x36.
Fig. 3. Mittleres Lateralschild, Innenansicht; SMNS 62673/3. – x30.
Fig. 4. Teilansicht, Stachelwarze; SMNS 62673/1. – x100.

Ophiacantha? cf. *dorecki* Hess 1962

Fig. 5. Proximales Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62674. – x60.

Ophiopholis? *trispinosa* Hess 1965

Fig. 6. Mittleres Lateralschild, Außenansicht; SMNS 62675. – x40.

Ophiotrapezium spinulosum n. g. n. sp.

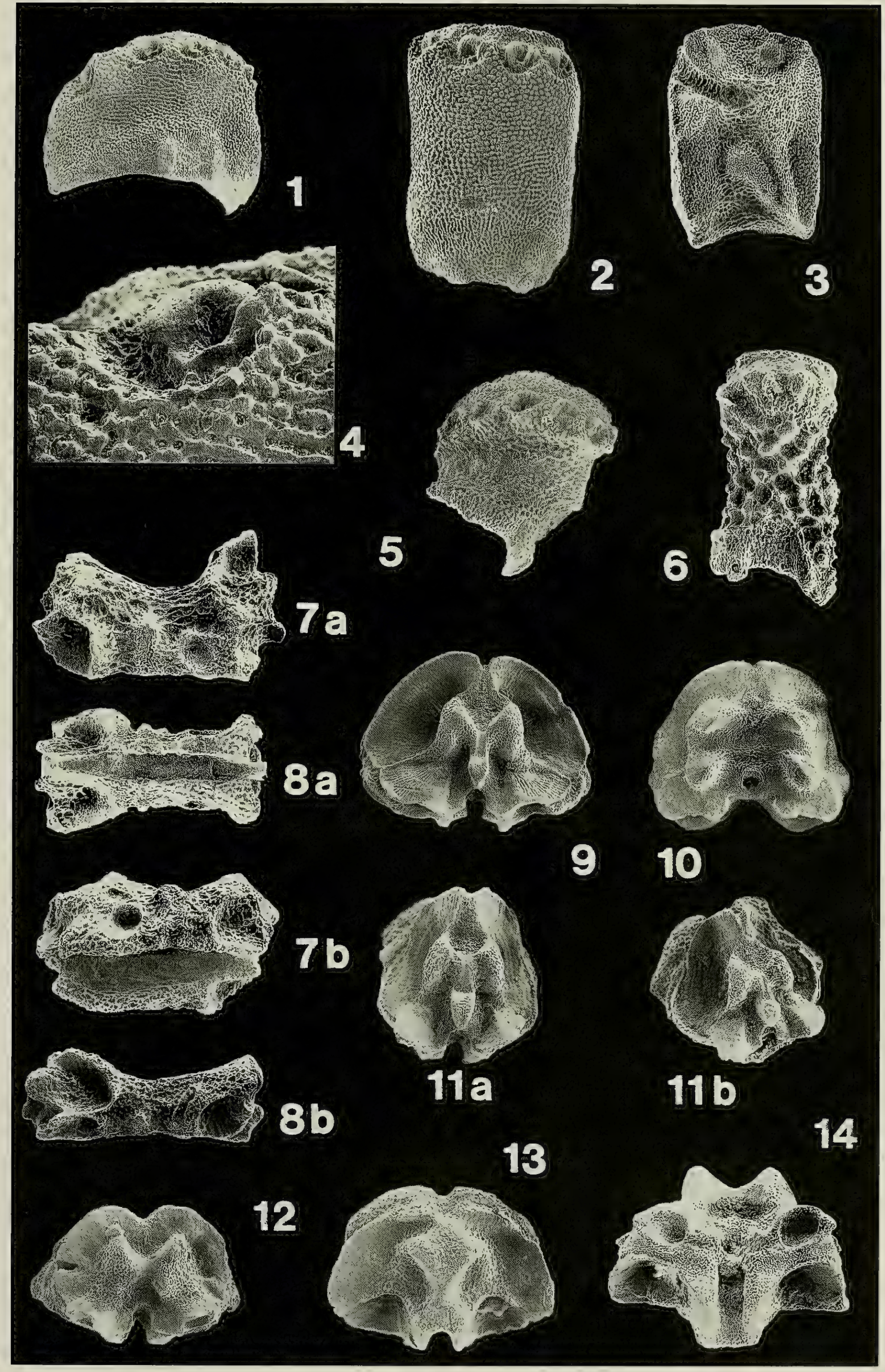
Fig. 7. a: Wirbel, lateral; SMNS 62663/4. – x40.
b: Wirbel, ventro-lateral; SMNS 62663/5. – x40.

Incertae sedis

Fig. 8. a: Wirbel, ventral; SMNS 62677/1. – x30.
b: Wirbel, lateral; SMNS 62677/2. – x30.
Fig. 9. Wirbel, distal; SMNS 62677/3. – x20.
Fig. 10. Wirbel, proximal; SMNS 62677/4. – x20.
Fig. 11. a: mittlerer Wirbel, distal; SMNS 62677/5. – x25.
b: mittlerer Wirbel, latero-distal; SMNS 62677/6. – x25.

Sigsbeia? *lunaris* Hess 1962

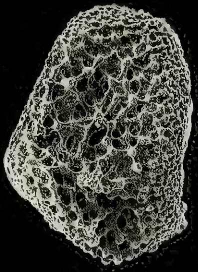
Fig. 12. Wirbel, distal; SMNS 62670/4. – x20.
Fig. 13. Wirbel, proximal; SMNS 62670/5. – x20.
Fig. 14. Wirbel, ventral; SMNS 62670/6. – x20.

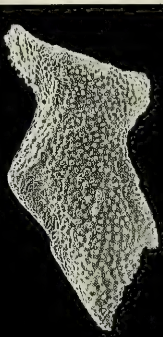

1
2
3
4
5
6
7a
8a
9
10
7b
11a
11b
8b
14
13
12

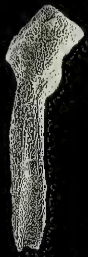
Tafel 5

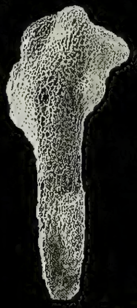
Skelettelemente unsicherer systematischer Zuordnung

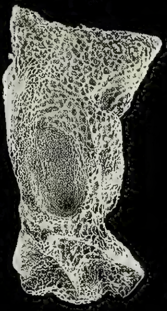
Fig. 1. Radialschild von ?*Ophiotrapezium*, dorsal; SMNS 62678. – x40.
Fig. 2. Adoralschild von ?*Ophiomusium geisingense*; SMNS 62679. – x40.
Fig. 3. Radiale Bursalspange von ?*Ophiomusium geisingense*; SMNS 62680. – x20.
Fig. 4. Radiale Bursalspange; SMNS 62681. – x25.
Fig. 5. Mundeckstück von ?*Ophiomusium geisingense*; SMNS 62682. – x40.
Fig. 6. Radiale Bursalspange; SMNS 62683. – x15.
Fig. 7. Interradiale Bursalspange; SMNS 62684. – x20.
Fig. 8. Torus angularis; SMNS 62685. – x70.
Fig. 9. Interradiale Bursalspange von ?*Ophiomusium geisingense*; SMNS 62686. – x30.
Fig. 10. Stachel; SMNS 62687. – x30.
Fig. 11. Stachel, juvenil; SMNS 62688. – x60.
Fig. 12. Stachel; SMNS 62689. – x160.

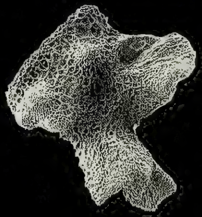

1

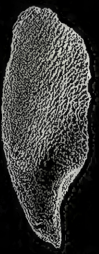

2

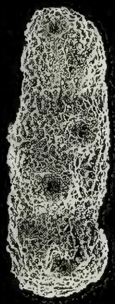

3

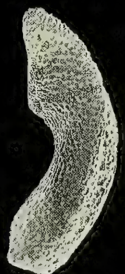

4

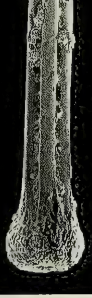

5

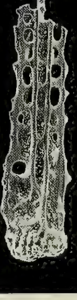

6

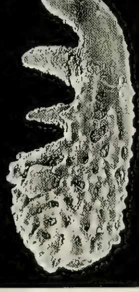

7


8


9


10


11


12

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

H
137
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 243	7 S., 1 Tafel	Stuttgart, 30. 8. 1996

Erstnachweis von *Tripterygium* (Celastraceae) im Pliozän von Willershausen am Harz

First record of *Tripterygium* (Celastraceae) from the Pliocene of Willershausen (N Germany)

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 1 Tafel

Abstract

A fossil winged fruit of *Tripterygium*, *Tripterygium willershausenense* n. sp., is described from the Late Pliocene of Willershausen (N Germany), which represents the first record of that genus in Europe. Morphological differences between *Tripterygium* and other co-occurring winged fruits, especially those of *Craigia* (Tiliaceae), are pointed out.

Zusammenfassung

Aus dem Ober-Pliozän von Willershausen wird eine Flügelfrucht von *Tripterygium*, *Tripterygium willershausenense* n. sp., vorgestellt, die den Erstnachweis dieser Gattung in Europa darstellt. Die morphologischen Unterschiede zu anderen, gleichzeitig auftretenden Flügelfrüchten, besonders der Gattung *Craigia* (Tiliaceae) werden aufgezeigt.

1. Einleitung

Die Flora aus dem Pliozän von Willershausen bei Northeim stellt wahrscheinlich die reichste Blattflora aus dem Jungtertiär Deutschlands dar. Eine Monographie darüber war von A. Straus, dem Pionier in der Erforschung des Vorkommens, in Arbeit, blieb aber unvollendet. Ein von ihm verfaßter Manuskriptentwurf wurde von Wilde et al. (in Straus 1992) posthum publiziert. Die darin aufgelisteten Bestimmungen sind ohne Abbildungen und Beschreibungen schwer zu beurteilen, deuten aber doch immerhin den Reichtum der Flora an. Neben der umfangreichen Straus'schen Sammlung, die in Göttingen aufbewahrt wird, wurde auch am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart eine nicht nur reichhaltige, sondern auch in qualitativer Hinsicht außerordentlich hochwertige Sammlung von fossilen Pflanzen (und Insekten) aus Willershausen zusammengetragen, deren Grundstock die Privatsammlung von Dr. h. c. R. Mundlos (†) darstellt, und die durch die 1993 erworbene Sammlung E. Edinger ergänzt wurde. Insgesamt sind unter den etwa 1200 Belegstücken mindestens 115 Pflanzentaxa dokumentiert (Blätter und zugehörige Früchte nur als ein Taxon gezählt!). Eine umfassende Bearbeitung der Blattflora von Willershausen wurde von E. Knobloch in Angriff genommen (KNOBLOCH 1990).

Dank

Für nützliche Auskünfte danke ich Herrn Dr. K. Kleinhölter (Münster) recht herzlich.

2. Eine Frucht von *Tripterygium* aus Willershausen

Gegenüber den zahlreichen Blättern treten Reste von Früchten und Samen in der pflanzenführenden, laminierten Seekreide-Schicht von Willershausen deutlich zurück. Eine Anzahl davon wurde bereits von STRAUS (1969) beschrieben und teilweise revidiert (GREGOR 1984). Eine auf diesem bearbeiteten Material basierende Auflistung von 22 Taxa wurde von GÜNTHER & GREGOR (1989: 152) zusammengestellt. Deren Liste kann anhand von Belegstücken aus der Sammlung des Stuttgarter Naturkundemuseums noch durch folgende Taxa ergänzt werden:

Asclepiadaceae gen. et sp. indet. (cf. *Cynanchum* sp.)
Alnus sp.
Carpinus cf. *orientalis* MILLER
Compositae gen. et spec. indet.
Craigia bronnii (UNGER) KVAČEK, BŮŽEK & MANCHESTER
Eucommia europaea (MÄDLER) SZAFER
Fraxinus cf. *excelsior* LINNÉ
Koelreuteria sp.
Najas cf. *marina* LINNÉ
Populus sp.
Stratiotes kaltennordheimensis (KEILHACK) ZENKER
Tilia sp.
Trichosanthes fragilis REID

Unter den Fruktifikationen dominieren eindeutig solche, welche sich durch den Besitz von Flugeinrichtungen auszeichnen, und die deswegen eingeweht worden sind (z. B. *Acer, Betula, Carpinus, Ulmus*). Neben den genannten Taxa fand sich ein bisher einziges Belegstück, das der rezenten ostasiatischen Gattung *Tripterygium* zugeordnet werden kann. Es besteht aus einem (scheinbar) bilateral symmetrischen Abdruck einer Fügelfrucht.

Familie Celastraceae (Baumwürgergewächse)

Gattung Tripterygium HOOKER fil. in BENTHAM & HOOKER 1862

Typusart: *Tripterygium wilfordii* HOOKER fil.

Tripterygium willershausenense n. sp.

Taf. 1, Fig. 1

Holotypus: Beleg zu Taf. 1, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. P 1766 aus Coll. Edinger.
Locus typicus: Willershausen, Tongrube der ehem. Ziegelei SCHLANGE.
Stratum typicum: Pliozäne Seekreide von Willershausen.
Derivatio nominis: nach dem Fundort Willershausen bei Northeim am Harz.
Material: Holotypus.

Diagnose. – Art der Gattung *Tripterygium*, bei der die Samaren der Frucht distal verbreitert sind.

Beschreibung. – Die Mittelachse der Flügelfrucht mit Samenfach ist schmal und langgestreckt. Die Länge der Mittelachse beträgt 15 mm. Im apikalen Bereich wird die freiliegende Mittelachse von den Flügeln seitlich überragt. Die Flügel sind 19 mm lang und jeweils 10 mm breit, wobei die größte Breite im vorderen Drittel erreicht wird. Im apikalen Bereich und partiell auch im Bereich der Mittelachse ist erkennbar, daß noch ein dritter Flügel vorhanden war, der in eine Ebene mit den beiden anderen gepreßt wurde und beim Aufspalten des Gesteinsstücks weitgehend auf der leider nicht auffindbaren Gegenplatte verblieb. Sowohl proximal als auch distal sind die Flügel ausgerandet. Sie weisen eine sehr dichte Nervatur auf, die sich aufgrund der derben Beschaffenheit aber nur undeutlich abprägt. Eigentümlicherweise sind die Nerven auf den Flügeln mit einem radial ausgerichteten, dichten Muster aus kurzen, dunklen Strichen bedeckt. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um Reste einer Farbornamentierung.

3. Morphologische Beziehungen zu anderen Flügelfrüchten

Neben den nicht seltenen Flugfrüchten von Ulmen (*Ulmus* sp., Taf. 1, Fig. 3), kommen im Pliozän von Willershausen gelegentlich auch solche von *Craigia bronnii* vor (Taf. 1, Fig. 2). Letztere wurden von Straus (1969: 177; Abb. 4; Taf. 29, Fig. 18; Taf. 31, Fig. 3, 13, 24; Taf. 32, Fig. 1, 4) als „*Pteleaecarpum* sp." beschrieben und diskutiert. *Craigia bronnii* wurde indessen als zu den Lindengewächsen (Tiliaceae) zugehörig erkannt (Kvaček et al. 1991), während diese Früchte zuvor zu ausgestorbenen Seifenbaumgewächsen (Gattung *Pteleaecarpum* Weyland, Sapindaceae) kombiniert worden waren (Bůžek et al. 1989). Die offensichtlich zugehörigen Blätter von *Craigia bronnii* sind in der Literatur als *Dombeyopsis lobata* Unger bekannt (vgl. Kvaček 1993). Ein Beleg dieser leicht kenntlichen Art wurde aus Willershausen von Wilde (in Straus 1992, Taf. 1) als „Blatt einer Bignoniacee oder einer Scrophulariacee, vergleichbar mit *Paulownia* oder *Catalpa*" abgebildet. *Dombeyopsis* bzw. *Craigia* gehört in der Flora von Willershausen allerdings, ebenso wie *Tripterygium*, zu den akzessorischen Pflanzenarten, von denen nur wenige Belege vorliegen.

Während sich die Früchte von *Ulmus* durch die geringere Größe, andersartige Umrißform und das Vorhandensein lediglich einer einzigen, aber relativ großen Samenanlage leicht von *Craigia* und *Tripterygium* unterscheiden lassen, kommt bei *Paliurus thurmannii* (Rhamnaceae) ebenso wie bei *Cyclocarya cyclocarpa* (Juglandaceae) eine radiale, kaum vernetzte Nervatur vor. Bei letzteren Arten ist das Samenfach im Gegensatz zu *Tripterygium* jedoch scheibenförmig, die Nervatur weniger dicht, und der Flügel kreisförmig geschlossen, wobei der Stielansatz senkrecht dazu angeordnet ist. Früchte oder Blätter von *Paliurus* und *Cyclocarya* sind aus dem Pliozän von Willershausen nicht bekannt. Auch die blasig aufgetriebenen Früchte von *Koelreuteria* (Sapindaceae) erinnern in zusammengepreßtem Zustand aufgrund ihrer maschigen Nervatur etwas an *Craigia*, sind aber wesentlich größer und lassen im Innern mehrere an der Mittelachse ansitzende, rundliche Samen erkennen. Eine Verwechslung mit *Tripterygium*-Früchten ist erst recht auszuschließen. *Koelreuteria* ist sowohl durch Früchte (Taf. 1, Fig. 4) als auch durch sehr seltene abgefallene Teilblättchen von Fiedern im Pliozän von Willershausen nachweisbar. Ähnliche dreiflüglige Früchte wie bei *Tripterygium willershausenense* kommen auch in der Gattung *Dioscorea* (Dioscoreaceae) vor. Bei letzterer sind jedoch die Kanten auffällig breit verstärkt, und die in den Kanten verlaufenden fleischigen Leitbündel setzen sich keilförmig in den Stiel fort. An der Mittelachse sitzen seitlich mehrere Samenanlagen. Eine fossile Art mit dieser Merkmalskombination, *Dioscoreaecarpum marginatum*, wurde von Andreánsky (1959, Taf. 4, Fig. 20–21) aus dem Unter-Oligozän von Ungarn beschrieben.

4. Ein Blattrest von *Tripterygium* aus Willershausen

Unter den zahlreichen Blattbelegen in der Sammlung des Stuttgarter Naturkundemuseums befindet sich ein einziger, leider nicht ganz vollständiger Abdruck eines größeren ovalen Angiospermenblattes (Taf. 1, Fig. 5–6). Die Blattsubstanz ist schlecht erhalten und erlaubt keine anatomischen Untersuchungen.

Die Basis des Blatts ist keilförmig gestaltet. Der Blattstiel ist in einer Länge von 5 mm erhalten und dürfte fast vollständig sein. Der Blattrand erscheint auf den ersten Blick gerade, doch wird dies nur durch die unvollständige Erhaltung vorgetäuscht. Tatsächlich jedoch kann man partiell bei starker Vergrößerung noch erkennen, daß der Blattrand, abgesehen vom basalen Teil der Blattspreite, eine einfache, crenulat-serrate Zähnelung aufweist. Hierbei sind die Randzähne leicht nach einwärts gekrümmt. Die mit der Mittelrippe einen Winkel von etwa 45° einschließenden Sekundärnerven besitzen einen camptodromen Verlauf. Sie gabeln sich gelegentlich unter Schlingenbildung auf. Die Tertiärnervatur ist ungefähr senkrecht zur Mittelrippe angeordnet. Dadurch unterscheidet sich das Blatt bereits morphologisch deutlich von im Umriß ähnlichen Blättern der Gattung *Eucommia*.

Sowohl die genannten Merkmale, als auch Details in der Feinnervatur, wie die Form, Anordnung und Innervation der Randzähne, sprechen für eine Zuordnung des Blatts zur Gattung *Tripterygium*, die heute auf den ostasiatischen Raum (China, Taiwan, Korea, Südjapan) beschränkt ist. Es kann wohl davon ausgegangen werden, daß das Blatt zu derselben Art gehört, welche die oben als *Tripterygium willershausenense* n. sp. beschriebene Frucht geliefert hat. Während sich die Frucht leicht durch ihre ungewöhnliche Flügelform von der rezenten Art *T. regelii* SPRAGUE & TAKEDA aus Korea unterscheiden läßt, ist beim fossilen Blatt morphologisch kein nennenswerter Unterschied zur rezenten Art feststellbar, zumal man über die Variabilität der Blätter der fossilen Art bei nur einem Belegstück keine Aussagen machen kann.

Die gesamte, außerordentlich diverse Flora von Willershausen enthält im Vergleich mit heutigen ostasiatischen Floren sowohl Elemente des „Mixed Mesophytic", des „Mixed Broad-leaved Deciduous" als auch des „Northern Hardwood forest" im Sinne von WOLFE (1979). Diese Vegetationszonen, mit einem humiden Klima und einer Jahresmitteltemperatur von etwa 10–13°C, liegen im heutigen Korea noch eng benachbart (WOLFE 1979, Taf. 2). Die rezente Vergleichsart *Tripterygium regelii* SPRAGUE & TAKEDA kommt in einem entsprechenden Gebiet Nordkoreas vor (KOLBEK & KUČERA 1989: 62). Die Typusart der Gattung, *Tripterygium wilfordii* HOOKER, ist hingegen in subtropischen Regionen Südchinas und Burmas sowie auf Taiwan heimisch und eignet sich weniger zum Vergleich mit der fossilen Art.

5. Weitere Nachweise von *Tripterygium* im Tertiär

Die ursprünglich von HUZIOKA (1972) aus dem Miozän von Korea beschriebene Frucht *Carpites koreana* wurde von ABLAEV & STRIEGLER (1991/92) zur Gattung *Tripterygium* kombiniert. Diese Neukombination wurde jüngst von VASSILIEV et al. (1995) noch einmal bekräftigt. Gegenüber den zum Vergleich herangezogenen Früchten der rezenten Art *Tripterygium regelii* SPRAGUE & TAKEDA zeigt *Carpites koreana* jedoch fundamentale Unterschiede. Während *Tripterygium* relativ derbe, Flügel (Samaren) aufweist, deren Oberfläche durch sehr dichte, radial angeordnete Nerven wie zerknittert erscheint, sind die Flügel von *Carpites koreana* HUZIOKA von weitständigen, ab und zu aufgabelnden Nerven durchzogen. Dadurch werden die Flügel in zahlreiche längliche, deutlich voneinander abgesetzte, keilförmige Segmente unterteilt. Der Flügelrand erscheint an den Schnittstellen mit den Nervenendigungen jeweils etwas eingeschnürt. Die von Bůžek et al. (1989) vorgenommene Kombination dieser Art zu *Pteleaecarpum* beziehungsweise später von Kvaček et al. (1991) zu *Craigia* ist aufgrund dieser morphologischen Merkmale eher zu befürworten, als jene zu *Tripterygium*, wenngleich eine artliche Identität mit der Art *Craigia bronnii* aufgrund der viel geringeren Größe und dem eingeschnürten Flügelrand sicherlich ausscheidet. Der Einwand von Vassiliev et al. (1995), daß es sich bei der rezenten Gattung *Craigia* um fünfflügelige Früchte handle, was man bei *Carpites koreana* nicht nachweisen könne, läßt sich dadurch entkräften, daß die Flügel häufig in paarige Teilstücke zerfallen.

Sichere Reste von Blättern und auch von zugehörigen Früchten der Gattung *Tripterygium* wurden hingegen in Gestalt der auf Blattreste begründeten Art *T. kabutoiwanum* aus dem Jungtertiär von Honshu (Japan) beschrieben (Ozaki 1991: 156). Diese Art steht der rezenten Art *T. regelii* zwar in ihrer Blattform recht nahe, entspricht letzterer jedoch nicht so gut wie das Willershausener *Tripterygium*-Blatt.

Aus der oligozänen John-Day-Formation von Oregon bildeten Manchester & Meyer (1987: 118, Fig. 6. P) eine weitere charakteristische *Tripterygium*-Frucht als „cf. *Terminalia*“ (Combretaceae) ab. Abgesehen davon, daß die Samaren von *Terminalia*-Früchten im distalen Bereich miteinander verwachsen sind, würde sich das Vorkommen dieser Gattung in der Assoziation der John-Day-Flora sehr exotisch ausnehmen. Diese Florenassoziation ist in ihrer Zusammensetzung sowohl derjenigen aus dem japanischen Jungtertiär als auch derjenigen von Willershausen auf Gattungsebene und vom Gesamtgepräge recht ähnlich.

6. Literatur

Ablaev, A. & Striegler, U. (1991/92): Kohleführende Ablagerungen des Tertiärs im Fernen Osten Rußlands im Vergleich mit der Niederlausitz. – Natur und Landschaft Niederlausitz, **13**: 3–11, 3 Taf., 1 Abb.; Cottbus.

Andreánsky, G. (1959): Contributions à la connaissance de la Flore de l'Oligocène inférieur de la Hongrie et un essai sur la reconstitution de la Flore contemporaire. – Acta bot. Hung., **5**: 1–37; Budapest.

Bůžek, C., Kvaček, Z. & Manchester, S. R. (1989): Sapindaceous affinities of the *Pteleaecarpum* fruits from the Tertiary of Eurasia and North America. – Not. Gaz., **150**: 477–489, 51 Abb., 1 Tab.; Chicago.

Gregor, H.-J. (1984): Subtropische Elemente im europäischen Tertiär IV (Onagraceae, Rutaceae, Vitaceae, Theaceae, Eleagnaceae). – Documenta naturae, **16**: 1–37, 5 Taf., 2 Abb.; München.

Günther, T. & Gregor, H.-J. (1989): Computeranalyse neogener Frucht- und Samenfloren Europas. Band 1. Fundorte und deren Florenlisten. – Documenta naturae, **50/1**: 1–180, 3 Abb., 5 Tab.; München.

Huzioka, K. (1972): The Tertiary floras of Korea. – J. Min. Coll. Akita Univ., A, **5**: 1–83; Akita.

Knobloch, E. (1990): Dicotyledoneous leaves from the Pliocene of Willershausen, West Germany. – *In*: Knobloch, E. & Kvaček, Z. (Hrsg.): Proc. Symp. paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary, Prague 1989: 265–268; Prague.

Kolbek, J. & Kučera, M. (1989): A brief survey of selected woody species of North Korea (D.P.R.K.). 67 S., 125 Abb.; Průhonice (Czech. Acad. Sci.).

Kvaček, Z. (1993): The fossil history of *Craigia* (Tiliaceae) – a review. – 63. Jahrestagung Paläontologische Gesellschaft, Abstrakte, S. 47; Praha (Universita Karlova).

Kvaček, Z., Bůžek, C. & Manchester, S. R. (1991): Fossil fruits of *Pteleaecarpum* Weyland – tiliaceous, not sapindaceous. – Bot. Gaz., **152**: 522–523, 4 Abb.; Chicago.

Manchester, S. R. & Meyer, H. W. (1987): Oligocene fossil plants from the John Day Formation, Fossil, Oregon. – Oregon Geology, **49**: 115–127, 6 Abb.; Portland/Oregon.

OZAKI, K. (1991): Late Miocene and Pliocene Floras in Central Honshu, Japan. – Bull. Kanagawa Prefect. Mus., nat. Sci., Spec. Issue, 244 S., 21 Taf., 35 Abb., 50 Tab.; Yokohama.

STRAUS, A. (1969): Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora von Willershausen. VII. Die Angiospermen-Früchte und -Samen. – Argumenta Palaeobot., **3**: 163–197, 6 Taf., 9 Abb.; Münster.

– (1992): Die oberpliozäne Flora von Willershausen am Harz. – *In*: WILDE, V., LENGTAT, K.-H. & RITZKOWSKI, S. (Hrsg.). – Ber. naturhist. Ges. Hannover, **134**: 7–115, 10 Taf.; Hannover.

VASSILIEV, I., ABLAEV, A. & STRIEGLER, U. (1995): On the systematic belonging of *Carpites koreana* fruit from the Miocene of northern Korea and Primorye (Far East). – Documenta naturae, **93**: 16–18, 2 Taf.; München.

WOLFE, J. A. (1979): Temperate Parameters of Humid to Mesic Forest of Eastern Asia and Relations to Forests of Other Regions of the Northern Hemisphere and Australasia. – U.S. Geol. Surv., Prof. Pap., **1106**: 1–37, 3 Taf., 8 Abb., 2 Tab.; Washington.

Anschrift des Verfassers: Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

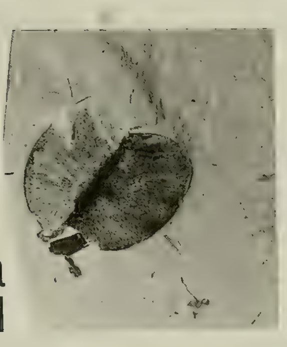
Fig. 1. *Tripterygium willershausenense* n. sp., Holotypus. Pliozän von Willershausen, ehem. Tongrube der Ziegelei Schlange. SMNS P 1766 (Coll. E. Edinger). – a: x1, b: x2.

Fig. 2. *Craigia bronnii* (UNGER) KVAČEK, BŮŽEK & MANCHESTER. Pliozän von Willershausen, ehem. Tongrube der Ziegelei Schlange. SMNS P 1529 (Coll. E. Edinger). – x1.

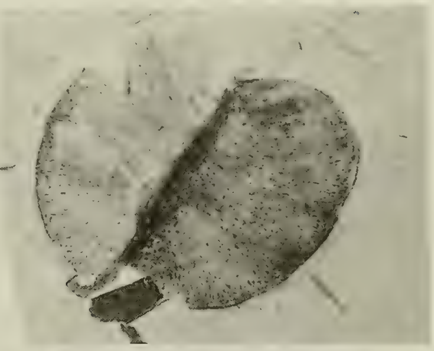
Fig. 3. *Ulmus* sp. Pliozän von Willershausen, ehem. Tongrube der Ziegelei Schlange. SMNS P 1769 (Coll. R. Mundlos). – x1.

Fig. 4. *Koelreuteria* sp. Pliozän von Willershausen, ehem. Tongrube der Ziegelei Schlange. SMNS P 1770 (Coll. E. Edinger). – x1.

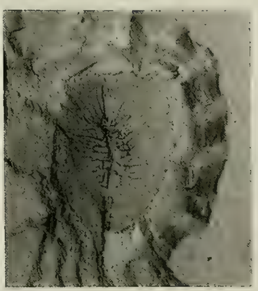
Fig. 5–6. *Tripterygium* sp., Blattabdruck und -gegendruck. Pliozän von Willershausen, ehem. Tongrube der Ziegelei Schlange. SMNS P 1767 (Coll. E. Edinger). – x1.



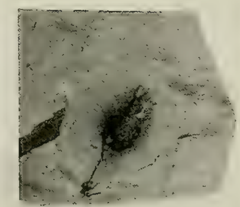
a
1



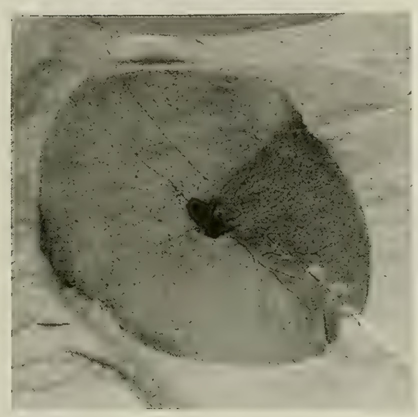
b



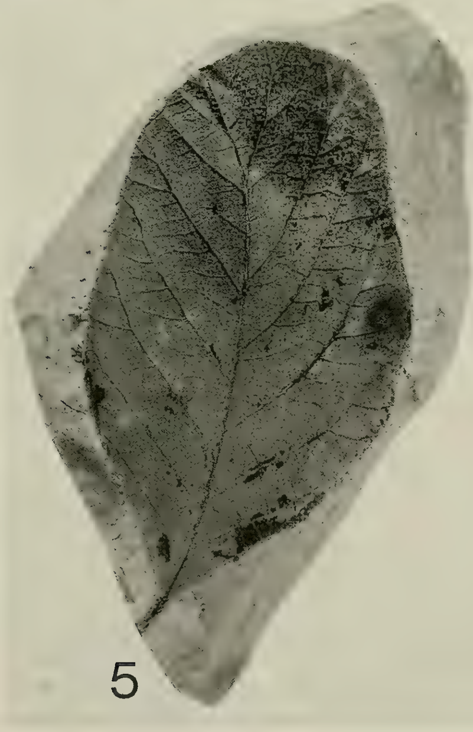
2



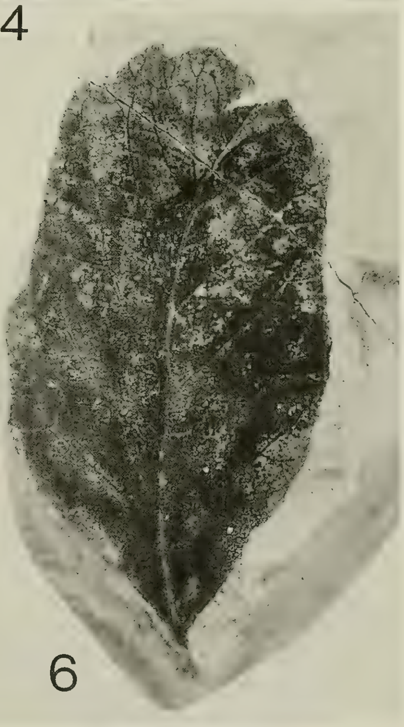
3



4



5



6

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

937
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 244	17 S., 4 Tafeln	Stuttgart, 30. 8. 1996

Seltene Ammoniten aus dem Opalinuston (Unter-Aalenium) des Schwäbischen Jura (Baden-Württemberg)

Rare Ammonites from the Opalinuston Formation (Early Aalenian) of Swabia (SW Germany, Baden-Württemberg)

SMITHSONIAN
NOV 12 1997
LIBRARIES

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 4 Tafeln

Abstract

The Tethyan ammonite species *Bredyia subinsignis* (Oppel), *Catulloceras dumortieri* (Thiollière in Dumortier) and *Erycites labrosus* (Quenstedt) are described from the Opalinuston Formation (Early Aalenian, Opalinum Zone) of Southwestern Germany. An ancestor of the latter, *Erycites elaphus* Merla, is reported from the Jurensismergel Formation (Late Toarcian, Levesquei Zone) of Swabia for the first time.

Zusammenfassung

Aus der Opalinuston-Formation (Unter-Aalenium, Opalinum-Zone) werden die tethyalen Ammonitenarten *Bredyia subinsignis* (Oppel), *Catulloceras dumortieri* (Thiollière in Dumortier) und *Erycites labrosus* (Quenstedt) beschrieben. Mit *Erycites elaphus* Merla kommt bereits in der Jurensismergel-Formation (Ober-Toarcium, Levesquei-Zone) ein Vertreter dieser Gattung im Schwäbischen Jura vor.

1. Einleitung

Der schwäbische Opalinuston gilt allgemein als ausgesprochen gering divers an Ammonitenarten. Die Ammonitenfauna setzt sich vorwiegend aus Arten der Gattung *Leioceras* zusammen. Im tiefsten Abschnitt, der biostratigraphisch durch das Vorkommen von *Pachylytoceras torulosum* (Zieten) gekennzeichnet ist, sind vor allem die Gattungen *Cotteswoldia* und *Pleydellia* vertreten. Im Mediterranraum hingegen gesellen sich zu den auch dort vorhandenen Leioceraten und Lytoceraten noch weitere Ammonitengruppen hinzu. Im Schwäbischen Jura stellen diese gewissermaßen „exotische" Faunenelemente dar. Sie verteilen sich aber nicht willkürlich im Profil, sondern sind offensichtlich an bestimmte Faunenhorizonte gebunden. Wegen der schlechten Aufschlußverhältnisse und der relativ eintönigen Fazies sind biostratigraphische Untersuchungen im Opalinuston der Schwäbischen Alb bislang nur selten vorgenommen worden (Etzold et al. 1991; Ohmert 1993), so daß über die Abfolge von Faunenhorizonten innerhalb dieser Formation des Schwäbischen Jura noch keine ausführlichen Daten vorliegen. Wahrscheinlich sind verschiedene Profile auch unterschiedlich vollständig, denn die besonderen Funde häufen sich auffällig an bestimmten Lokalitäten, an denen wohl Fauenenhorizonte vorhanden sind, die andernorts fehlen. Am besten untersucht ist in Südwestdeutschland der Opalinuston im Oberrheingebiet, wo sehr detaillierte Aufnahmen aus der Tongrube Wittnau bei Freiburg vorliegen (Ohmert 1993; Ohmert & Rolf 1994). Bei den im folgenden beschriebenen Ammoniten handelt es sich überwiegend nicht um Neufunde, sondern um historische Funde aus dem letzten Jahrhundert, die bis jetzt nur unzureichend oder gar nicht bekannt geworden sind.

Abkürzungen im Text: D = Durchmesser, Wh = Windungshöhe, Wb = Windungsbreite, Nw = Nabelweite, Iw/2 = Innenrippen pro halbem Umgang, Aw/2 = Außenrippen pro halbem Umgang.

Dank

Für nützliche Informationen und Literaturhinweise danke ich den Herren Dr. G. Dietl und Dr. G. Bloos (SMNS) sowie Dr. W. Ohmert (Geol. Landesamt Baden-Württemberg, Freiburg).

2. Systematik

Familie Hammatoceratidae Buckman 1887
Unterfamilie Hammatoceratinae Buckman 1887

Gattung *Bredyia* Buckman 1910

Typusart: *Burtonia crassornata* Buckman.

Bredyia subinsignis (Oppel)

Taf. 1, Fig. 1–2, Taf. 2, Fig. 1–2

* 1856 *Ammonites subinsignis.* – Oppel, S. 367.
1905 *Hammatoceras subinsigne* Opp. – Benecke, S. 331 ff., Taf. 32, Fig. 2–4, Taf. 33.
1925 *Hammatoceras subinsignis* (Oppel). – Renz, S. 10, Taf. 1, Fig. 5. [Erstabbildung eines Exemplars der Typusserie]
1976 *Hammatoceras subinsignis* (Dum. 1869). – Schlegelmilch, S. 91, Taf. 48, Fig. 5.
1977 *Bredyia subinsignis* (Oppel). – Senior, Taf. 81–84, mit ausführlicher Synonymie.
1985 *Bredyia subinsignis* (Oppel). – Ureta, S. 380, Taf. 24, Fig. 1–6.
1992 *Hammatoceras subinsignis* (Opp. 1856). – Schlegelmilch, S. 104, Taf. 48, Fig. 5.
1993 *Bredyia crassornata* (Buckman). – Elmi & Rulleau, Fig. 8.
1994 *Bredyia subinsignis* (Oppel, 1856). – Goy et al., Taf. 1, Fig. 13, Taf. 2, Fig. 9–10.
1994 *Bredyia* sp. – Ohmert & Rolf, S. 42.

Lectotypus: Orig. zu Renz 1925, Taf. 1, Fig. 5 (aus Coll. Oppel), design. Senior 1977: 682

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Iw/2	Aw/2
SMNS 62773/1	68	25	22	29	6	25
SMNS 62774	58	23	17	17	9	24
SMNS 62782	31	11	16,5	11,5	8	24
SMNS 26156	~62	23	~17	~27	~11	~27
SMNS 60961	350	130	–	130	–	–

Die Art *Ammonites subinsignis* wurde von OPPEL (1856) aufgestellt, ohne daß er eine Abbildung oder genauere Beschreibung gegeben hätte. In der Folge wurde die Art deswegen unterschiedlich interpretiert, bis RENZ (1925) einen Syntypus abbildete, der offenbar als einziges Exemplar an der Bayerischen Staatssammlung in München vorhanden war. Die Typusserie umfaßte nach OPPEL mindestens 3 Exemplare, darunter außer dem von RENZ als Typus abgebildeten Stück aus dem basalen Opalinuston von Gomaringen bei Tübingen noch Stücke aus den Eisenerzen von La Verpillière in Ostfrankreich und von Burton Bradstock in Dorset. SENIOR (1977) designierte das von RENZ abgebildete Stück aus der Sammlung OPPELS als Lectotypus.

Der Typushorizont der Art liegt damit zwar sicher an der Basis der Opalinuston-Formation, doch ist die stratigraphische Abfolge der Torulosum-Subzone in weiten Teilen des Schwäbischen Jura äußerst lückenhaft überliefert. In Metzingen waren vor wenigen Jahren beim Bau einer Tiefgarage im Stadtzentrum basale Partien des Opalinustons aufgeschlossen. Die dabei geborgenen Ammoniten (*Pachylytoceras torulosum, Pleydellia pseudoarcuata, Pleydellia* aff. *misera*, leg. SCHWEIGERT) deuten darauf hin, daß der dortige basale Opalinuston den *pseudoarcuata*-Faunenhorizont enthält. Profile bei Reutlingen ergeben ein ähnliches Bild (OHMERT 1988). Ein von BENECKE (1905) und SCHLEGELMILCH (1976, 1992) abgebildetes Exemplar aus Ottenbach steckt in einem schwärzlichen Kalk, wobei auf der Rückseite noch ein Exemplar von *Pleydellia* cf. *costulata* (ZIETEN) erhalten ist. Der Kalk entstammt sicher keiner Kalkbank, sondern einem konkretionär verfestigten Bereich, vielleicht aus der Wohnkammer eines größeren Ammoniten oder eines Nautiliden. Vergleichbare Pleydellien treten im Profil von Wittnau bei Freiburg ebenfalls im *pseudoarcuata*-Horizont auf (OHMERT & ROLF 1994). Aus dem Opalinuston von Ottenbach beschrieb QUENSTEDT (1886: 455) mit einem *Phylloceras* sp. ebenfalls einen hochmediterranen Einwanderer.

BENECKE (1905, Taf. 32, Fig. 2) bildete ein weiteres Exemplar von *Bredyia subinsignis* aus Metzingen ab, das er aus der damaligen Sammlung der Technischen Hochschule (heute Universität) Stuttgart erhalten hatte. Dieses Stück ist nicht mehr vorhanden und dürfte den Kriegseinwirkungen am damaligen Stuttgarter Geologischen Institut zum Opfer gefallen sein. Das von ihm erwähnte Exemplar aus dem basalen Opalinuston von Reutlingen-Sondelfingen, das wohl auch beim Bahnbau gefunden worden war, wurde bei einem Brand am Geologischen Insitut der Universität Straßburg vernichtet.

SENIOR (1977) stellte die Art zur Gattung *Bredyia* BUCKMAN und diskutierte ausführlich die Synonymie sowie die Mikro- und Makroconchbeziehungen. Er faßte dabei die Art verhältnismäßig weit, indem er *Ammonites subinsignis* OPPEL mit *Bredyia crassornata* (BUCKMAN) synonymisierte. Der Holotypus der letzteren Art stammt nämlich aus den englischen Scissum-Beds, die etwas jünger sind als die Opalinuston-Basis, von wo der Lectotypus von *Ammonites subinsignis* herstammt (CALLOMON & CHANDLER 1994: 26). Auch ein offenbar verlorengegangener Syntypus aus der Sammlung OPPELS von Burton Bradstock Cliff in Dorset läßt sich nach OPPELS Angaben (1856: 488) eindeutig einem älteren Faunenhorizont zuordnen, nämlich dem Horizont „Aa-1“ von CALLOMON & CHANDLER (1990).

Ähnliche Hammatoceraten treten in Süddeutschland auch wieder in der Concavum-Zone auf und wurden als *Hammatoceras diadematoides* (MAYER) bestimmt (RIEBER 1964). Ein Stück davon stand der Art *subinsignis* offenbar noch so nahe, daß es RIEBER unter „*Hammatoceras* aff. *subinsignis*“ extra aufführte. Die Chronospezies *Bredyia diadematoides* geht sicherlich aus *B. subinsignis* hervor. ELMI (1966) führte eine Reihe weiterer Morphospezies aus dem Rhônegebiet ein, die zwischen *Bredyia subinsignis* und *B. diadematoides* vermitteln. *Bredyia diadematoides* wird auch von

Spanien (Martinez 1992, Linares et al. 1988) und von Marokko (Sadki 1994) aus der Concavum-Zone angeführt. Die von Bayer (1969) aus dem Wutachgebiet beschriebenen Hammatoceraten-Verwandten stammen hingegen aus der Discites-Zone des basalen Unter-Bajociums.

Bereits die wenigen schwäbischen Exemplare von *Bredyia subinsignis* aus dem Typushorizont der Art an der Basis der Torulosum-Subzone des Raumes Tübingen-Reutlingen zeigen, daß innerhalb einer Population eine erhebliche Variabilität auftritt. Das abgebildete Exemplar mit seinen außergewöhnlich weitständigen, kräftigen Parabel-Knoten erinnert an ein von Renz (1925) aus Sizilien abgebildetes Stück („*Hammatoceras buxtorfi* Renz“). Die kräftigere Ornamentierung, welche die Art *Bredyia diadematoides* (Mayer) kennzeichnet, wird also von einzelnen Exemplaren schon an der Doggerbasis vorweggenommen. Es ist deswegen verständlich, daß Benecke (1905), der diese Stücke bereits kannte, die Art *Ammonites diadematoides* Mayer lediglich als ein jüngeres Synonym von *Ammonites subinsignis* Oppel betrachtete.

Aus der Opalinum-Subzone des Schwäbischen Jura liegt noch ein adultes, 35 cm großes Exemplar von *Bredyia subinsignis* vor (Taf. 2, Fig. 1). Es wurde in der heute aufgelassenen Ziegeleigrube von Schlatt bei Hechingen gefunden. Die sichtbare Skulptur der Innenwindungen besteht aus den markanten Parabelknoten. Die äußere Windung wird beinahe völlig glatt. Nur bei stärkstem Streiflicht sind auf der marginalen Flanke noch schwache, nach vorne schwingende Rippen erkennbar. In der Ziegeleigrube von Schlatt ist der höchste Abschnitt der Opalinuston-Formation, jedoch ohne deren Obergrenze, den Wasserfall-Schichten, aufgeschlossen. Auf der Rückseite der *Bredyia* befindet sich ein Exemplar von *Leioceras opalinum* (Reinecke), so daß der Fund der höheren Opalinum-Subzone zugerechnet werden kann. Aus der Tongrube von Wittnau bei Freiburg erwähnen Ohmert & Rolf (1994) hingegen den horizontierten Fund einer juvenilen *Bredyia* aus der basalen Opalinum-Subzone.

Bredyia subinsignis kommt somit in der Opalinuston-Formation mindestens in drei verschiedenen Faunenhorizonten vor.

Gattung *Erycites* Gemmellaro 1886

Typusart: *Ammonites fallax* Benecke non Guéranger (= *Erycites fallifax* Arkell).

Erycites labrosus (Quenstedt) [M]

Taf. 3, Fig. 1

1874 *Ammonites Gonionotus* (Benecke). – Dumortier, S. 267, Taf. 56, Fig. 5–7.
*1886 *Ammonites labrosus*. – Quenstedt, S. 456, Taf. 56, Fig. 11.
? 1966 *Erycites subquadratus* n. sp. – Géczy, S. 95, Taf. 27, Fig. 1–2.
1985 *Erycites labrosus* (Qu. 1886). – Schlegelmilch, S. 28, Taf. 4, Fig. 1.
1989 *Erycites* (?) *labrosus* (Quenstedt). – Etzold et al., S. 41, Taf. 5, Fig. 3.

Lectotypus: Orig. zu Quenstedt 1886, Taf. 56, Fig. 11, design. hierin.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Iw/2	Aw/2
Lectotypus	144	41	–	51	14	32
Paratypus (D_{max}: 122)	106	32	37	48	14	31
Etzold et al.	55	24	–	16	11	33

Die Typusserie von *Ammonites labrosus* besteht aus zwei Exemplaren, von denen Quenstedt (1886) aber nur eines abbildete. Da Schlegelmilch (1985) das abgebildete Exemplar fälschlicherweise als Holotypus auffaßte, sei es hier nun zum Lectotypus bestimmt.

Bei diesem Lectotypus handelt es sich um ein stark verdrücktes Schalenexemplar, das nur im Bereich unmittelbar vor dem Mundsaum noch die Ventralseite erkennen läßt. Diese zeigt alternierend aufeinander zulaufende Rippen, die durch ein scheinbar glattes Band voneinander getrennt sind. Das von Quenstedt nicht abgebildete zweite Exemplar der Art, das von Benecke (1905) für ein pathologisches Exemplar von *Hammatoceras subinsignis* gehalten worden war, wird hier erstmals bildlich vorgestellt. Es handelt sich um einen bis zum wulstig aufgetriebenen Mundsaum körperlich erhaltenen Wohnkammer-Steinkern, der beim Eisenbahnbau am „Bohl" (heute „Bol") nördlich von Metzingen in den basalen Schichten des dortigen Opalinustons zusammen mit *Pachylytoceras torulosum* (vgl. Quenstedt 1886, Taf. 55, Fig. 30) gefunden worden war. Die Externseite zeigt genau dieselbe Skulptur wie beim Lectotypus. Möglicherweise ist auf inneren Windungen in der Medianebene inmitten der rinnenartigen Skulpturunterbrechung ein sehr schwacher, fadenförmiger Kiel vorhanden. Er verliert sich allmählich auf der Wohnkammer. Der beim Autobahnbau nordöstlich von Aalen im dortigen Opalinuston leider ohne exakte Horizontierung gefundene Ammonit, dessen Zugehörigkeit zur Gattung *Erycites* von Etzold et al. (1989) unter anderem wegen dem Vorhandensein eines ebensolchen Kiels angezweifelt wurde, gehört sicher ebenfalls dieser Art an. Die oben angegebenen Maße sind allerdings wegen ungleichmäßiger Verdrückung nicht mit den anderen Stücken vergleichbar. Typisch sind hingegen die markanten, nach außen zu etwas verdickten Primärrippen, wie sie in einem mittleren Berippungsstadium auftreten.

Die außerordentliche Seltenheit der Art spricht dagegen, daß es sich um eine in Süddeutschland endemische Form handelt, zumal hier kaum Vorläufer geschweige denn Nachfolger bekannt sind. Die Art stellt deswegen ein exotisches Faunenelement dar. Vergleiche mit neueren Untersuchungen zur Abfolge der Hammatoceratinae im Apennin (Cresta 1994) und in Spanien (Ureta 1985; Martinez 1992; Goy et al. 1994) ergaben, daß im fraglichen stratigraphischen Abschnitt zwar verschiedene Hammatoceratinae vorkommen, darunter werden aber keine Arten angeführt, die sich mit *Ammonites labrosus* Quenstedt identifizieren lassen. Nicht unähnlich sind hingegen eine Reihe von Arten aus dem ungarischen Ober-Toarcium, vor allem *Erycites subquadratus* Géczy (vgl. Géczy 1966), die jedoch taxonomisch sehr stark aufgespalten sind, obwohl die einzelnen Morphospezies meist nur auf sehr schlecht erhaltene und oftmals nicht adulte Exemplare oder auf schwer interpretierbare Innenwindungen begründet sind.

Der Art *Erycites labrosus* (Qu.) bemerkenswert ähnlich ist darüber hinaus noch die kürzlich aus dem jüngeren Unter-Aalenium Südenglands beschriebene Art *Erycites exulatus* Callomon & Chandler (1994). Letztere wurde ausführlich hinsichtlich ihrer Beziehungen zu tethyalen Arten diskutiert, wobei eine nicht abgebildete Art Gemmellaros aus Westsizilien und der von Dumortier (1874) abgebildete *„Ammonites Gonionotus* Benecke" als am ähnlichsten angesehen wurden. Letzterer gehört aber meines Erachtens sicher zu *E. labrosus* (Qu.). *E. labrosus* und *E. exculatus* könnten durchaus die Glieder einer phylogenetischen Reihe spezieller Eryciten mit submediterranem Verbreitungsschwerpunkt darstellen. Auch im nordpazifischen Raum (Alaska, Kanada und Ferner Osten Rußlands) findet man ähnliche Hammatoceratinae, die von Westermann (1964) als eigene Gattung *Erycitoides* abgetrennt wurden.

Die Gattung *Erycites* ist im Schwäbischen Jura außer im basalen Opalinuston auch bereits in den Jurensismergeln als sehr große Seltenheit nachweisbar, vermutlich ebenfalls nur in einem sehr lokal entwickelten Horizont. In der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart liegen zwei Exemplare (SMNS 62776, 62777) aus den Jurensismergeln von Reutlingen vor, von denen eines (Taf. 4) ebenso wie der Paratypus von *Ammonites labrosus* ursprünglich als „*Ammonites subinsignis* OPPEL“ beschriftet war. Beide Stücke konnten nun als *Erycites elaphus* MERLA bestimmt werden. Der Holotypus dieser Art (MERLA 1933, Taf. 4, Fig. 4) stammt aus dem Oberen Toarcium der Apenninen. Neuere Untersuchungen ergaben, daß die Art dort in der Meneghini-Zone vorkommt (CRESTA 1994). Nach der Fazies der beiden süddeutschen Fundstücke und dem Vergleich mit einem Jurensismergel-Profil bei Reutlingen (OHMERT 1988: 28) dürften diese aus der Levesquei-Zone stammen und ungefähr auch dasselbe Alter besitzen wie in den Apenninen.

Familie Hildoceratidae HYATT 1867
Unterfamilie Grammoceratinae BUCKMAN 1905

Gattung *Catulloceras* GEMMELLARO 1886

Typusart: *Ammonites dumortieri* THIOLLIÈRE in DUMORTIER.

Catulloceras dumortieri (THIOLLIÈRE in DUMORTIER)
Taf. 1, Fig. 3

*1874	*Ammonites dumortieri* THIOLLIÈRE. – DUMORTIER, S. 269, Taf. 57, Fig. 3–4.
1894	*Catulloceras dumortieri* (THIOLLIÈRE). – BUCKMAN, Taf. 39, Fig. 6–8.
1967	*Dumortieria dumortieri* (THIOLLIÈRE in DUMORTIER, 1874). – GÉCZY, S. 137, Taf. 30, Fig. 8. [mit Synonymie]
1967	*Dumortieria dumortieri pannonica* n. subsp. – GÉCZY, S. 137, Taf. 31, Fig. 1–2.
1990	*Catulloceras dumortieri* (THIOLLIÈRE 1855). – ETTER, S. 27, Taf. 7, Fig. 2.

Holotypus: Orig. zu DUMORTIER 1874, Taf. 57, Fig. 3–4 (durch Monotypie).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Iw/2	Aw/2
SMNS 62775	ca. 87	21	–	ca. 49	ca. 28	ca. 28

Die Gattung *Catulloceras* war bisher im Schwäbischen Jura unbekannt. Das hier vorgestellte Exemplar stammt aus dem tiefsten Opalinuston von Reutlingen. Anhaftende Sedimentreste bestehen aus einem dunklen Tonstein, wie er für den Opalinuston typisch ist. Es handelt sich um das körperlich erhaltene Wohnkammerfragment eines sehr evoluten Ammoniten. Die inneren Windungen waren papierdünn verdrückt und pyritisiert. Der Pyrit hat sich völlig zersetzt, doch wurde dabei die Wohnkammer, deren Füllung phosphoritisch erhalten ist, nur leicht aufgetrieben. Das Gehäuse weist einen subquadratischen Windungsquerschnitt und leicht prorsiradiate Einfachrippen auf. Auf der abgeflachten Externseite ist ein von den Rippen abgesetzer Kiel ausgebildet.

Der paläogeographisch nächste Nachweis von *Catulloceras* stammt aus dem obersten Toarcium (Aalensis-Zone) der Nordschweiz (ETTER 1990). Interessanterweise wurde die Art von La Verpillière/Isère zusammen mit einer Fauna beschrieben, die auch *Pachylytoceras torulosum, Bredyia subinsignis* und *Erycites labrosus* führt (vgl. DUMORTIER 1874). Man darf wohl daraus schließen, daß im Juraprofil von La Verpillière, falls keine Faunenmischung vorliegt, ein ungefähr zeitäquivalenter Faunenhorizont zu jenem vorhanden ist, der im Raum Reutlingen – Tübingen an der Opalinuston-Basis die beschriebenen Exoten enthält. *Catulloceras* wird auch aus dem basalen Dogger (Opalinum-Zone) des Lusitanischen Beckens angeführt (Henriques et al. 1996, Fig. 3). Selbst in Nordchile und Südperu ist der Grenzbereich Toarcium/Aalenium durch das Auftreten von *Catulloceras* zusammen mit *Pleydellia* und *Bredyia* gekennzeichnet (Gröschke & von Hillebrandt 1993: 60).

3. Weitere Exoten im süddeutschen Opalinuston

Neben den oben beschriebenen Arten ist im Schwäbischen Jura das Auftreten der Art *Tmetoceras scissum* (Benecke) schon lange bekannt. Die Verbreitung dieser Art wird aber häufig so dargestellt, als komme sie, wenn auch sehr selten, über einen verhältnismäßig langen Profil-Abschnitt vor. Dies ist nur insofern richtig, als die Art an sich eine größere stratigraphische Reichweite besitzt. Tmetoceraten treten aber nur in ganz wenigen Faunenhorizonten des südwestdeutschen Doggers auf und fehlen in den Horizonten dazwischen völlig. *Tmetoceras scissum* wurde besonders von einer Fundstelle im höheren Opalinuston bei Grünbach östlich Donzdorf bekannt, von wo auch das meiste Material in den Sammlungen herstammt. Auch vom Teufelsloch bei Bad Boll wird die Art erwähnt (Rieber 1964). Möglicherweise war der *Tmetoceras*-führende Faunenhorizont auch in der Tongrube von Schlatt enthalten und lieferte das oben beschriebene adulte Exemplar von *Bredyia subinsignis*.

Ein weiterer Faunenhorizont mit *Tmetoceras scissum* befindet sich im Bereich der Comptum-Bänke der Westalb. In der Nordschweiz wurden typische Tmetoceraten bereits im Ober-Toarcium nachgewiesen (Etter 1990). In Alaska und Kanada wird hingegen die dortige Dogger-Basis durch das Einsetzen der Gattung *Tmetoceras* charakterisiert, während Eryciten erst später einwandern (Poulton & Tipper 1988). Wegen ihres gleichzeitigen stratigraphischen Vorkommens erscheint eine Herleitung der Gattung *Tmetoceras* von *Catulloceras*, wie es von Donovan et al. (1978) vertreten wird, wenig plausibel, zumal gerade die bezeichnenden morphologischen Merkmale von *Tmetoceras*, nämlich die starren Einfachrippen, häufigen Einschnürungen und das Fehlen eines Kiels bei der Gattung *Catulloceras* kaum eine Entsprechung finden.

4. Bedeutung der exotischen Faunenelemente für Korrelationen

Die beschriebenen tethyalen Ammonitenarten treten im Schwäbischen Jura nur sporadisch in bestimmten Niveaus auf. Sie besitzen in ihrem mediterranen Ursprungsgebiet eine wesentlich größere stratigraphische Verbreitung beziehungsweise stetige Entwicklungslinien. Dadurch geben solche Ammonitengruppen Hinweise auf Einwanderungsereignisse in Randgebiete der Tethys, wie den submediterranen Raum. Im südwestdeutschen Opalinuston wären demnach mindstens drei verschiedene Einwanderungsschübe nachweisbar.

Häufig sind die scheinbar kontinuierlichen Profile im Mediterrangebiet allerdings auch lückenhaft, oder die Funde sind aufgrund von Kondensation nur ungenau horizontiert, so daß dort ebenfalls Lücken in der Artenabfolge bestehen. Unter Umständen können vermittelnde Formen in einem Randgebiet besser dokumentiert sein als im angestammten Areal. So schließen die nordwesteuropäischen Arten *Erycites labrosus* (Qu.) und *Erycites exulatus* Callomon & Chandler morphologisch und systematisch die in der Tethys bestehende Lücke zwischen den Eryciten des Oberlias und *Erycites fallifax* (Géczy 1966; Callomon & Chandler 1995).

Das Auftreten der Art *Bredyia subinsignis* (Oppel) ist weithin kennzeichnend für den Grenzbereich Lias/Dogger. Eine genaue Angabe über das stratigraphische Verhältnis der Art zur Grenze Toarcium/Aalenium ist solange nicht möglich, solange diese Grenze noch nicht verbindlich definiert ist.

5. Literatur

BAYER, U. (1969): *Euaptetoceras* und *Eudmetoceras* (Ammonitida, Hammatoceratidae) aus der *concava*-Zone (Ober-Aalenium) Süddeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **133**: 211–222, 5 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

BENECKE, E. W. (1905): Die Versteinerungen der Eisenerzformation in Deutsch-Lothringen und Luxemburg. – Abh. geol. Spez.-Kt. Elsaß-Lothringen, N.F. **6**: 1–598, 59 Taf.; Straßburg.

BUCKMAN, S. S. (1887–1907): A monograph of the ammonites of the „Inferior Oolite Series". – Palaeont. Soc. London, 456 + 262 S., 103 + 24 Taf.; London.

CALLOMON, J. H. & CHANDLER, R. A. (1990): A review of the ammonite horizons of the Aalenian – Lower Bajocian Stage in the Middle Jurassic of southern England. – Mem. Descr. Carta d'Italia, **40**: 85–112, 4 Taf., 6 Abb.; Roma.

–&– (1994): Some early Middle Jurassic ammonites of Tethyan affinities from the Aalenian of southern England. – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 17–40, 8 Taf., 2 Abb.; Roma.

CRESTA, S. (1994): Distribution stratigraphique des Hammatoceratidae au Toarcien et Aalénien d'Ombrie Marche (Italie). – Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. – Miscellanea Serv. geol. naz., **5**: 113–115, 1 Abb.; Roma.

DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. (1981): Classification of Jurassic Ammonitina. – *In*: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R.: The Ammonoidea. – Systematic Association, spec. Vol. **18**: 101–155, 5 Abb.; London & New York (Academic Press).

DUMORTIER, E. (1874): Études paléontologiques sur les depôts jurassiques du Bassin du Rhône, **4**, Lias supérieur. 335 S., 62 Taf.; Paris (F. Savy).

ELMI, S. (1963): Les Hammatoceratidae (Ammonitina) dans le Dogger Inférieur du Bassin Rhodanien. – Trav. Lab. Géol. Univ. Lyon, **10**: 1–144, 11 Taf., 35 Abb.; Lyon.

ELMI, S. & RULLEAU, L. (1993): Le Jurassique du Beaujolais méridional, bordure orientale du Massif Central, France. – Geobios, Mém. spéc., **15**: 139–155, 3 Taf., 8 Abb.; Lyon.

ETTER, W. (1990): Paläontologische Untersuchungen im unteren Opalinuston der Nordschweiz. – Inaug. Diss. Univ. Zürich, 151 S., 28 Taf., 35 Abb., 6 Tab.; Zürich.

ETZOLD, A., OHMERT, W. & BALLE, T. (1989): Toarcium und unterstes Aalenium im Gebiet der oberen Jagst nordöstlich Aalen. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **31**: 23–67, 5 Taf., 8 Abb.; Freiburg i. Br.

GÉCZY, B. (1966): Ammonoides jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie. Part I (Hammatoceratidae). – Geologica Hungarica, Ser. Palaeont., **34**: 1–276, 44 Taf., 126 Abb.; Budapestini.

– (1967): Ammonoides jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie. Part II (excl. Hammatoceratidae). – Geologica Hungarica, Ser. Palaeont., **35**: 1–413, 65 Taf., 249 Abb., 1 Tab.; Budapestini.

GEMMELLARO, G. (1886): Sul Dogger inferiore di Monte San Giuliano (Erice). – Boll. Soc. Sci. nat. econ. Palermo, **17**: 197–212; Palermo.

GOY, A., MARTINEZ, G. & URETA, S. (1991): The succession of Hammatoceratinae in the Aalenian of Northern Spain. – *In*: MORTON, N. (Hrsg.): Conference on Aalenian and Bajocian Stratigraphy, Isle of Skye: 49–63; London (Birkbeck College).

GOY, A., URETA, S., ARIAS, C., CANALES, M. L., GARCIA JORAL, F., HERRERO, C., MARTINEZ, G. & PERILLI, N. (1994): The Fuentelsaz section (Iberian range, Spain), a possible Stratotype for the base of the Aalenian Stage. – Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. – Miscellanea Serv. geol. naz., **5**: 1–31, 7 Taf., 5 Abb.; Roma.

GRÖSCHKE, M. & HILLEBRANDT, A. v. (1993): Die paläobiogeographischen Beziehungen zwischen Nordchile und Europa im mittleren Jura. – Geol. Bl. NO-Bayern, **43**: 57–72; Erlangen.

HENRIQUES, M. H., LINARES, A., SANDOVAL, J. & URETA, M. S. (1996): The Aalenian in the Iberia (Betic, Lusitanian and Iberian Basins). – *In*: RICCARDI, A. C. (Hrsg.): Advances in Jurassic Research. – Geo Research Forum, **1/2**: 139–150, 5 Abb.; Zürich.

LINARES, A., URETA, M. S. & SANDOVAL, J. (1988): Comparison between the Aalenian ammonite associations from the Betic and Iberian Cordilleras: elements of correlation. – *In*: ROCHA, R. B. & SOARES, A. F. (Hrsg.): 2nd Int. Symp. on Jurassic Stratigraphy, **1**: 193–208, 2 Taf., 3 Abb.; Lisboa.

Martinez, G. (1992): Hammatoceratinae (Ammonitina) del Toarciense superior y Aaleniense en la Cordillera Ibérica. – Col. Tesis Doctor., **374**/92, 331 S.; Madrid.

Merla, G. (1933): Ammoniti giurese dell'Appennino Centrale. II. Hammatoceratinae. – Palaeontographia Ital., **34**: 1–29, 4 Taf., 5 Abb.; Bologna.

Ohmert, W. (1988): Erläuterungen zur geol. Karte Baden-Württ. 1:25000, Bl. 7521 Reutlingen. 222 S., 8 Taf., 53 Abb., 7 Tab., 6 Beil.; Stuttgart.

– (1993): Zur Entwicklung der Grammoceratinae – Leioceratinae an der Toarcium/Aalenium-Grenze Südwestdeutschlands. – Geol. Bl. NO-Bayern, **43**: 143–166, 2 Taf., 15 Abb.; Erlangen.

Ohmert, W. & Rolf, C. (1994): The Aalenian boundaries at Wittnau (Oberrhein area, south west Germany). Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. – Miscellanea Serv. geol. naz., **5**: 33–61, 5 Taf., 9 Abb.; Roma.

Poulton, T. P. & Tipper, H. W. (1988): Aalenian ammonites, biostratigraphy and paleobiogeography of Canada. – *In*: Rocha, R. B. & Soares, A. F. (Hrsg.): 2nd Int. Symp. on Jurassic Stratigraphy, 1: 181–191, 3 Abb.; Lisboa.

Quenstedt, F. A. (1886): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **2**. Der Braune Jura, 441–815, 5 Abb., 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Renz, C. (1925): Beiträge zur Cephalopodenfauna des älteren Doggers am Monte San Giuliano (Monte Erice) bei Trapani in Westsizilien. – Abh. Schweiz. palaeont. Ges., **45**: 1–33, 2 Abb., 2 Taf.; Genf.

Rieber, H. (1964): Ammoniten und Stratigraphie des Braunjura β der Schwäbischen Alb. – Palaeontographica, A, **122**: 1–89, 8 Taf., 25 Abb.; Stuttgart.

Sadki, D. (1994): L'Aalénien supérieur et le Bajocien inférieur du Haut-Atlas marocain: révision biostratigraphique et corrélations. – Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. – Miscellanea Serv. geol. naz., **5**: 177–190, 7 Abb.; Roma.

Schlegelmilch, R. (1976): Die Ammoniten des süddeutschen Lias (1. Aufl.). VIII + 212 S., 21 Abb., 52 Taf.; Stuttgart & New York (Fischer).

– (1985): Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. 284 S., 15 Abb., 59 Taf., 7 Tab.; Stuttgart & New York (Fischer).

– (1992): Die Ammoniten des süddeutschen Lias (2. Aufl.). VIII+241 S., 22 Abb., 58 Taf., 2 Tab.; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

Senior, J. R. (1977): The jurassic ammonite *Bredyia* Buckman. – Palaeontology, **20**: 675–693, 7 Abb., 4 Taf.; London.

Ureta, M. S. (1985): Bioestratigrafía y Paleontología (Ammonitina) del Aaleniense en el Sector Noroccidentale de la Cordillera Iberica. – Col. Tesis Doctor., **158**/85, 452 S., 34 Taf., 31 Abb.; Madrid.

Westermann, G. E. G. (1964): The ammonite fauna of the Kialagvik-Formation of White Bay, Alaska Peninsula. – Bull. Amer. Paleont., **47**: 325–503, 32 Taf.; New York.

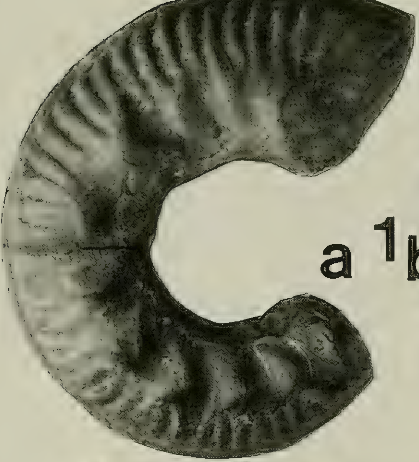
Anschrift des Verfassers: Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

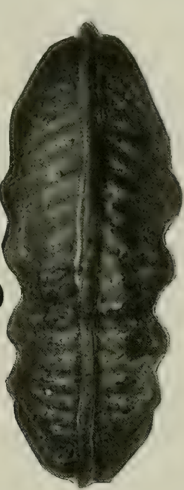
Tafel 1

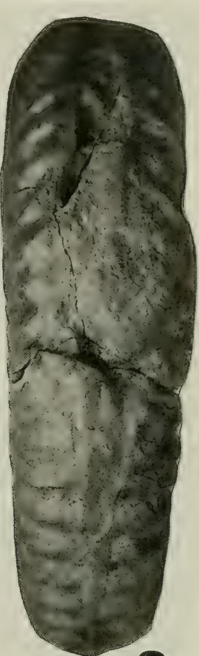
Fig. 1. *Bredyia subinsignis* (Oppel). Opalinum-Zone, Torulosum-Subzone, vermutlich aus dem Bahneinschnitt am „Bol“ zwischen Metzingen und Riederich. SMNS 62774. – a: lateral; b: ventral. – x1.

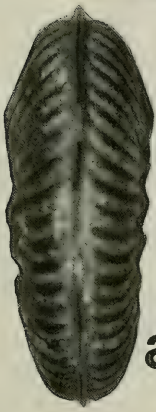
Fig. 2. *Bredyia subinsignis* (Oppel). Opalinum-Zone, Torulosum-Subzone, Bodelshausen. SMNS 62773/1. – a: ventral; b: lateral. – x1.

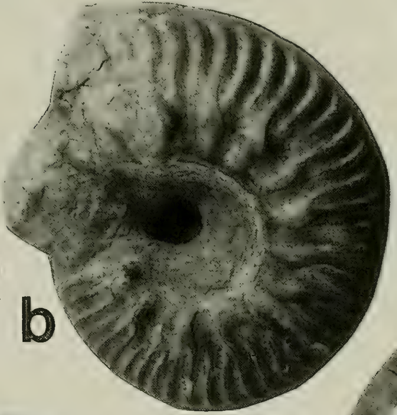
Fig. 3. *Catulloceras dumortieri* (Thiollière in Dumortier). Opalinuston-Formation, Opalinum-Zone, Torulosum-Subzone, Reutlingen. SMNS 62775. – a: ventral; b, c: lateral. – x1.

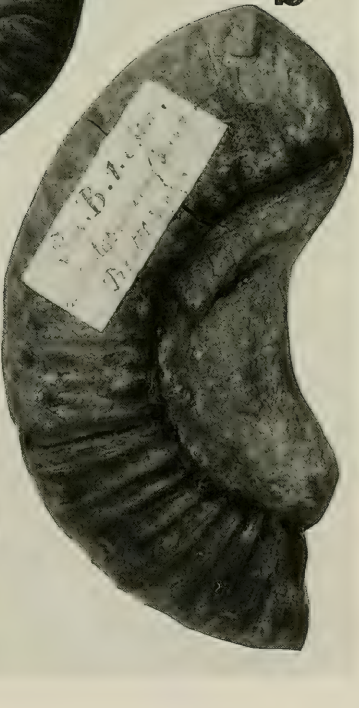

a 1

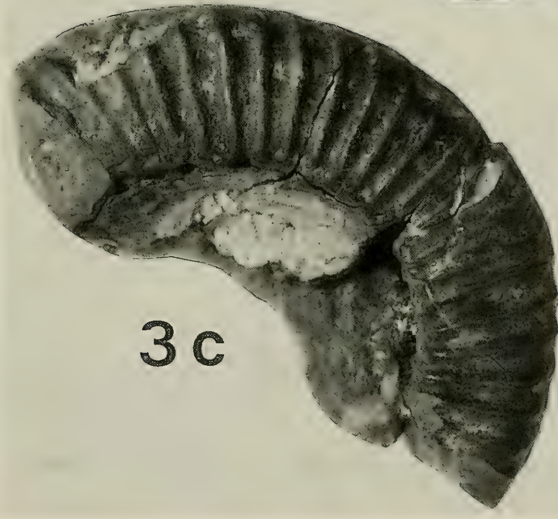

b


a
3


a 2


b

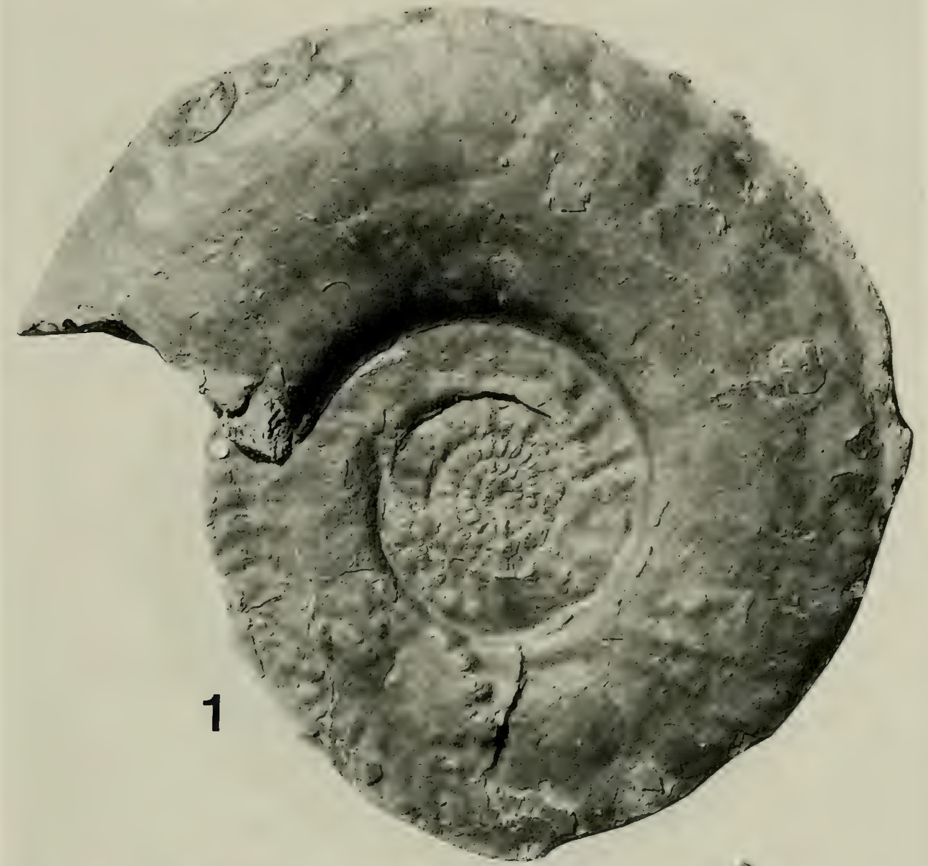

b


3 c

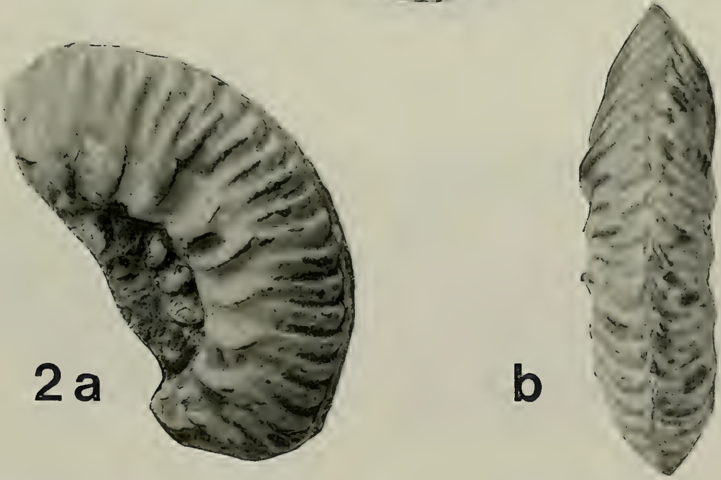
Tafel 2

Fig. 1. *Bredyia subinsignis* (Oppel), adulter [M]. Opalinuston-Formation, Opalinum-Zone, Opalinum-Subzone, Ziegeleigrube von Schlatt bei Hechingen. SMNS 60961 (Coll. Dopathka) . – x0,5.

Fig. 2. *Bredyia subinsignis* (Oppel) [M]. Opalinuston-Formation, Torulosum-Subzone, Dürrwangen bei Balingen. SMNS 26156. – a: lateral; b: ventral. – x1.



1

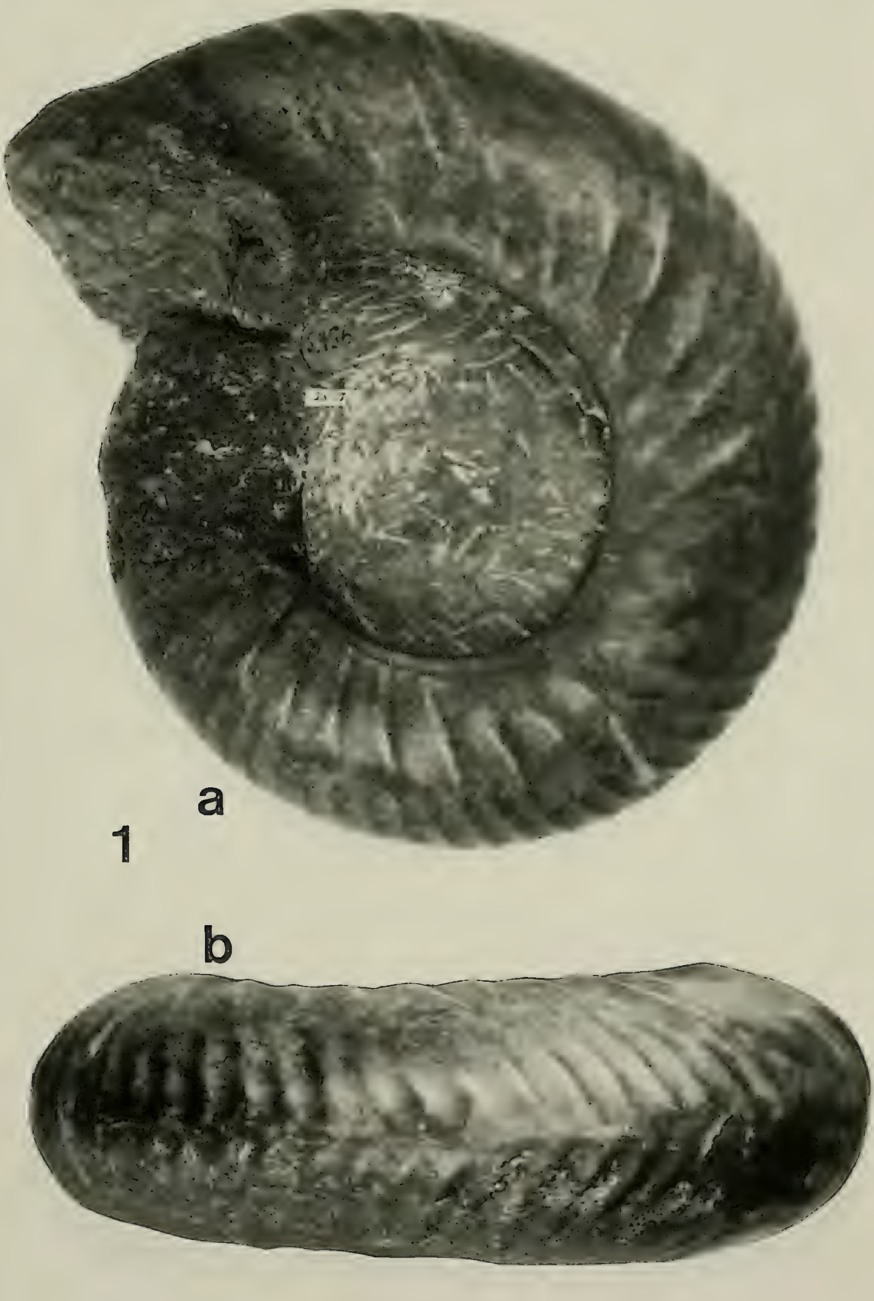


2 a

b

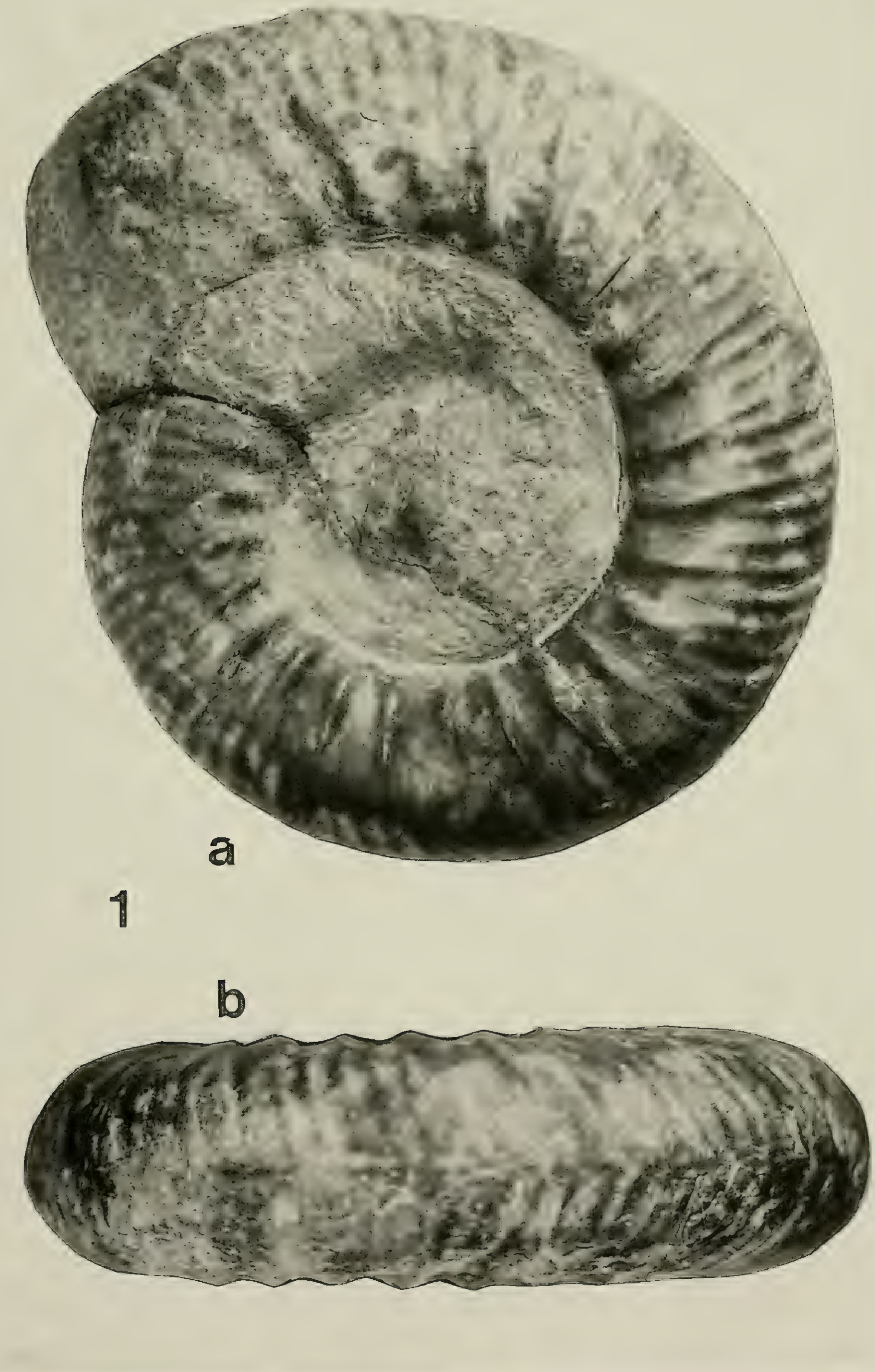
Tafel 3

Fig. 1. *Erycites labrosus* (QUENSTEDT). Opalinuston-Formation, Opalinum-Zone, Torulosum-Subzone, Metzingen, Bahneinschnitt am „Bol“ zwischen Metzingen und Riederich. SMNS 28570. - a: lateral; b: ventral. – x1.


a
1
b

Tafel 4

Fig. 1. *Erycites elaphus* MERLA. Jurensismergel-Formation, Ober-Toarcium, Reutlingen. SMNS 62776 (Coll. Johner). – a: lateral; b: ventral. – x1.


a
1
b

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt a. d. Aisch

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5692